der anatomischen Beschreibung maassgebend wurde, indem die Eintheilung in Ektoderm und Entoderm sich einbürgerte.

Indessen konnte die Bedeutung, welche diese Thatsache für das Studium der Histiogenese und der Organogenese namentlich im Hinblick auf die höheren Thierstämme besitzt, erst in der Neuzeit vollständig gewürdigt werden, als die Anwendung der Principien der Entwicklungstheorie zu der Auffassung führte, dass alle dreiblättrigen Thiere ursprünglich von zweiblättrigen abstammen, und als diese Auffassung durch die entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen von Kowalevsky[1]) und Anderen eine festere Begründung erhielt. Hier hat sich namentlich Haeckel[2]) ein grosses Verdienst erworben, indem er die Stellung der niederen Thierstämme zur Keimblättertheorie und die damit zusammenhängenden Fragen zuerst in seiner Monographie der Kalkschwämme, später in seinen bahnbrechenden Abhandlungen zur Gasträatheorie am vollständigsten erörtert hat.

Einen weiteren Schritt auf dieser Forschungsbahn glauben wir durch die Untersuchung des Nervensystems und der Sinnesorgane der Medusen[3]) gethan zu haben, indem wir an einem speciellen Fall zeigten, wie das Studium phylogenetisch tief stehender Thiere in die Genese mancher Organe einen Einblick gewährt, welchen die Ontogenese der höheren Thiere uns vorenthält.

Als Ergänzung und weitere Ausführung schliessen sich an die erstgenannte Arbeit die hier folgenden Untersuchungen an, zu deren Gegenstand wir die noch nicht besprochenen Gewebe und Organsysteme der Medusen gemacht haben. Gemäss dem oben erörterten Gesichtspunkt werden wir unsere Beobachtungen in zwei Kapiteln besprechen, von welchen das erste das Ektoderm und seine Bildungsproducte, das zweite das Entoderm behandelt. In einem dritten Kapitel werden wir auf die Beziehungen der beiden Keimblätter zu den einzelnen Geweben und Organen und auf die Frage nach der Bildungsweise des mittleren Keimblattes eingehen, auf welches ja der complicirtere Bau der höheren Organismen in erster Linie zurückzuführen ist.

Hieran wird sich gewissermaassen als Anhang noch ein viertes Kapitel anschliessen, dessen Gegenstand die zwischen der Medusen- und Hydroidenform bestehenden Homologien bilden, über welche unsere Beobachtungen uns gleichfalls weitere mehr ins Einzelne gehende Aufschlüsse gegeben haben.

---

1) Kowalevsky, Entwicklungsgeschichte des Amphioxus lanceolatus. Mémoires de l'Académie impériale des sciences de S. Pétersbourg. VII. série. t. XI. No. 4. 1867. pag. 5.

Derselbe, Embryologische Studien an Würmern und Arthropoden. Mémoires de l'Académie impériale des sciences de S. Pétersbourg. VII. série. t. XVI. No. 12. 1871. pag. 1.

2) Haeckel, Ueber den Organismus der Schwämme und ihre Verwandtschaft mit den Korallen. Jenaische Zeitschrift. Bd. V. pag. 212. 1870.

Derselbe, Die Kalkschwämme. Eine Monographie. Bd. I. pag. 464—471. 1872.

Derselbe, Die Gastraea-Theorie, die phylogenetische Classification des Thierreichs und die Homologie der Keimblätter. Jenaische Zeitschrift. Bd. VIII. pag. 1, Bd. IX. pag. 402, Bd. XI. pag. 55.

3) Oscar Hertwig und Richard Hertwig, Das Nervensystem und die Sinnesorgane der Medusen, monographisch dargestellt. Leipzig. F. C. W. Vogel. 1878. Im Folgenden citirt als: Medusen.

Erster Abschnitt.

Das Ektoderm der Medusen.

Das Ektoderm beginnt am Mundrand der Medusen und überzieht die untere und obere Fläche des Schirms und seine Anhangsorgane; hierbei ruht es entweder auf einer festen Stützlamelle oder auf der Gallerte des Schirms und wird durch beide Bildungen überall vom Entoderm und seinen Producten getrennt. Am Ektoderm der Medusen — und dieses kann ebenso auch für alle übrigen Coelenteraten gelten — sind histologisch zweckmässiger Weise zwei Schichten scharf von einander zu unterscheiden, eine oberflächliche Schicht (d), welche den Körper nach aussen begrenzt, und eine tiefere Schicht (u), welche von der Berührung mit den umgebenden Medien ausgeschlossen ist. Für die erstere soll fortan allein die Bezeichnung Epithel reservirt bleiben, während wir alle übrigen tiefer gelegenen Elemente als subepitheliale Schicht zusammenfassen.

Die Epithelzellen des Ektoderms der Medusen haben nach aussen eine feine Cuticula (c) ausgeschieden, welche einen grösseren Zusammenhalt der einzelnen Elemente untereinander bedingt, was sich bei Untersuchung von Macerationspräparaten deutlich zeigt und früher schon von uns bei mehreren Gelegenheiten beschrieben worden ist. Bei manchen Arten und an bestimmten Stellen des Körpers nimmt die Cuticula eine eigenthümliche Beschaffenheit an, indem sie auf ihrer inneren Seite mit knötchenartigen Verdickungen bedeckt ist, welche in die oberflächlichste Protoplasmaschicht der Zelle vorragen und auf dem optischen oder natürlichen Querschnitt gesehen einen schmalen Saum bedingen, in welchem dunklere und hellere Stellen mit einander abwechseln (Taf. I, Fig. 6; Taf. II, Fig. 16 c). Eine derartige Cuticula sieht von der Fläche wie getüpfelt aus (Taf. I, Fig. 9). Am meisten ausgeprägt ist dies Verhalten bei den grossen Plattenzellen der Schirmoberfläche von Cunina sol maris. Hier lassen zugleich die einzelnen breiten Verdickungen der Cuticula eine Sonderung in eine hellere centrale und in eine dunklere und festere periphere Substanz erkennen; von der Fläche erscheinen sie daher wie unregelmässige geformte Ringe, die eine hellere Mitte umschliessen. Auf Querschnitten kann man zuweilen beobachten, dass sich das feine Cuticulahäutchen von der Zellenoberfläche abgehoben hat, während die Verdickungen im Zellenkörper verblieben sind. Ein solches Verhalten stellt Fig. 16 auf Taf. II dar.

Eine Cuticula von ähnlicher Beschaffenheit hat F. E. Schulze[1]) bei Cordylophora lacustris aufgefunden; auf den oberflächlichen Zellen des Coenenchymektoderms beschreibt er eine membranöse Grenzschicht, die bei seitlicher Ansicht aus stärker und schwächer lichtbrechenden Theilen besteht; auch bei Hydra fusca erkannte er auf der Oberfläche der Ektodermzellen eine getüpfelte Cuticula.

---

1) F. E. Schulze, Ueber den Bau und die Entwicklung von Cordylophora lacustris. Leipzig 1871. pag. 18.

Die unter dem Epithel gelegene subepitheliale Schicht (u) hat zuerst Kleinenberg[1]) in seiner trefflichen Monographie von Hydra in ihrer histologischen Bedeutung gewürdigt und mit einem besonderen Namen als interstitielles Gewebe bezeichnet. Bei Hydra nämlich wird die Oberfläche des Körpers von den freien Enden der grossen Neuromuskelzellen gebildet. Diese weichen an ihrer Basis, wo sie in die Muskelfortsätze übergehen, aus einander und lassen zwischen sich und den zu einer Membran verbundenen Muskelfortsätzen ein System von communicirenden Lücken frei, welche von kleinen netzförmig angeordneten Zellen, dem interstitiellen Gewebe, ausgefüllt werden. Aus dem interstitiellen Gewebe lässt Kleinenberg die Nesselzellen, die Eier und Spermatozoen hervorgehen. Auf die Unterscheidung Kleinenberg's glaubt F. E. Schulze[2]) in seiner Untersuchung über Syncoryne keinen Werth legen zu müssen und findet er keinen Grund, die tieferen Zellen, „welche durchaus nicht überall ein regelmässiges Netzwerk zwischen den Fortsätzen der oberen Deckzellen bilden, sondern sehr oft ganz isolirt liegen und streckenweise fehlen können, als ein besonderes Gewebe hinzustellen." Diese Einwendungen F. E. Schulze's sind zwar, soweit sie die Angaben über die Verbreitungsweise des Gewebes anlangen, vollkommen berechtigt; trotzdem aber glauben wir die Unterscheidung nicht aufgeben zu dürfen, da an vielen Orten, ganz besonders aber an den Geschlechtsorganen die epithelialen und die subepithelialen Zellen eine verschiedene histologische Entwicklung einschlagen, so dass dann schon aus practischen Gründen eine verschiedene Bezeichnung geboten erscheint. Den Namen interstitielles Gewebe haben wir aufgegeben, weil wir die Ansicht Kleinenberg's, dass die Neuromuskelzellen von Hydra nicht zugleich auch Epithelzellen seien, nicht theilen und weil wir bei der Unterscheidung der zwei Schichten einen Werth darauf legen, im Namen schon den Unterschied in der Lagerung der oberflächlichen epithelialen und der tieferen subepithelialen Zellen auszudrücken.

Während bei Hydra die beiden Theile des Ektoderms mehr gleichmässig über die Oberfläche des Körpers entwickelt sind, ist dies bei den Medusen nicht der Fall; die subepitheliale Lage kann stellenweise vollkommen fehlen oder sie kann auf isolirte Zellen oder Zellengruppen beschränkt sein. So wird zum Beispiel die Oberfläche des Schirms und des Velum (Taf. I, Fig. 19 u. 20 d) fast ausschliesslich von einer Lage platter Epithelzellen bedeckt, die meist mit ihren Kanten oder Seitenflächen dicht aneinanderschliessen, mit breiter Basis der Stützlamelle oder Gallerte anhaften und nur hie und da eine oder mehrere subepitheliale Zellen zwischen sich nehmen. Auf der anderen Seite kann die subepitheliale Schicht wieder eine solche Mächtigkeit erreichen, dass im Vergleich zu ihr das Epithel vollkommen zurücktritt. Als Beispiel für dieses Verhalten können die Geschlechtsorgane aufgeführt werden, an denen, wie später gezeigt werden soll, das Epithel durch dicke Schichten von subepithelialem Gewebe von der Stützlamelle abgehoben wird, so dass es mit ihr nur durch feine faserartige Fortsätze noch in Verbindung steht. (Siehe namentlich Taf. I, Fig. 4 und Taf. II, Fig. 15 d).

Das Ektoderm der Medusen hat sehr verschiedenartige Leistungen zu erfüllen, wodurch es sich vom Entoderm oder dem inneren Keimblatt in hervorragender Weise unterscheidet; denn aus ihm entstehen die Nesselzellen, die Angriffs- und Vertheidigungswaffen der Coelenteraten, entstehen die Organe der Fortbewegung, die glatten und die quergestreiften Muskeln, entstehen die Nervenzellen und die Sinnesorgane; hier kommen endlich auch die Fortpflanzungszellen, die Spermatozoen und die Eier, zur Entwicklung. Diese Leistungen sind nun aber nicht gleichmässig, wie wir es noch bei den Hydroiden sehen, über das gesammte Ektoderm verbreitet, sondern sie sind mehr oder minder

1) Kleinenberg, Hydra. Leipzig 1872. pag. 12.

2) F. E. Schulze, Ueber den Bau von Syncoryne Sarsii etc. Leipzig 1873. pag. 4.

vollständig räumlich gesondert, so dass man im Ektoderm der Medusen besondere, wenn auch nicht stets scharf abgegrenzte, durch eigenartige Functionen ausgezeichnete Bezirke unterscheidet, die man den Organen der übrigen Thiere vergleichen kann. Zunächst ist hier der ausgeprägte Gegensatz zwischen der oberen, dorsalen und der unteren oder ventralen Seite des Medusenkörpers hervorzuheben; während sich an der letzteren die Muskeln und die Geschlechtsorgane und ein Theil der Sinnes- und Nervenzellen lokalisirt haben, ist auf ersterer das Ektoderm im Grossen und Ganzen mit keinen besonderen höheren Functionen begabt, wenn wir von dem Schirmrand absehen, an welchem sich das Centralnervensystem und die Sinnesorgane entwickelt haben. Ferner ist zu bemerken, dass nicht alle verschieden functionirenden Theile des Ektoderms sich in gleicher Weise zu bestimmter abgegrenzten Organbezirken concentrirt haben. Am meisten ausgesprochen ist dies bei den Geschlechtsorganen, schon weniger gilt es für die Muskeln, das Nervensystem und die Sinnesorgane, am wenigsten aber für die Nesselzellen.

Nach diesen allgemeinen Vorbemerkungen gehen wir zur genaueren Darstellung der verschieden functionirenden Theile des Ektoderms über und beginnen zunächst mit dem Ektoderm in seiner Bedeutung als Deckorgan des Körpers, um dann von den Nesselzellen, dem Nervensystem und den Sinnesorganen, der Muskulatur und den Geschlechtsorganen zu handeln. Das Ektoderm ist überall da, wo es ausschliesslich als Deckorgan, als Integument, fungirt, auf die obere epitheliale Schicht reducirt, eine Erscheinung, die sich bei der Untersuchung der dorsalen Fläche des Schirms und des Velum leicht nachweisen lässt. Bei den Craspedoten wird die Oberfläche des Schirms von grossen polygonalen Epithelzellen eingenommen, die nur eine dünne, häufig von Vacuolen durchsetzte Schicht von Protoplasma enthalten und nach aussen eine Cuticula ausgeschieden haben. Am Velum sind die Zellen weniger breit und protoplasmareicher und nähern sich zuweilen mehr der cubischen Form (Taf. I, Fig. 19 u. 20). Eine besonders bemerkenswerthe Beschaffenheit nehmen sie über den Gehörgruben von Mitrocoma, Tiaropsis etc. an, über welchen sie eine bienenwabenartig aussehende Lage von Cylinderepithel bilden (Medusen Taf. VII, Fig. 10, 11 u. 14). Jede Cylinderzelle besitzt derbe dicke Wandungen, welche einen flüssigen Inhalt und den meist basalwärts gelegenen Kern umschliessen. Die Bedeutung dieses eigenthümlichen und nur auf je einen kleinen Bezirk beschränkten Epithels ist gewiss darin zu suchen, dass bei seiner derbwandigen Beschaffenheit ein Einsinken der Wölbung der Hörgruben verhindert wird. Die Epithelzellen haben hier noch eine besondere Stützfunction übernommen, die sich auch in ihrer histologischen Structur geltend macht; sie können daher, um dies Verhältniss kurz auszudrücken, auch als Stützepithelzellen bezeichnet und so von den übrigen, den Deckepithelzellen, unterschieden werden.

Die Nesselzellen des Ektoderms entwickeln sich, wie von den verschiedensten Forschern und neuerdings namentlich wieder in den genauen Untersuchungen von Kleinenberg und F. E. Schulze hervorgehoben wurde, in dem subepithelialen Gewebe, und liegen dann oft mit ihrer Längsaxe parallel zur Körperoberfläche. Später entfernen sie sich von ihrer Bildungsstätte und treten, indem sie mit ihrer Längsaxe sich senkrecht zur Oberfläche stellen und sich gewissermaassen aufrichten, in die Epithelschicht ein, wobei auf ihrem peripheren freien Ende ein feines steifes Haar, ein Cnidocil, entsteht. Von allen Organen sind die Nesselzellen am meisten diffus über das Ektoderm vertheilt. Einzeln oder in Gruppen vereint finden sie sich auf den Tentakeln in ganzer Ausdehnung, am Rande, seltener auf der dorsalen Fläche der Schwimmglocke, an den Mundtentakeln und in der Umgebung des Mundes; hie und da treten sie zu besonderen Nesselstreifen zusammen, die vom Rand nach der Mitte des Schirms dorsal verlaufen, wie bei den Aeginiden, den

Geryoniden, Oceaniden etc., oder sie bilden besondere Nesselbatterien und Nesselknöpfe, wie an der Spitze vieler Tentakeln. Als eigenartige Modification des Nesselgewebes ist endlich noch bei den Trachynemiden und Geryoniden der sogenannte Nesselwulst hervorzuheben, eine massenhafte Anhäufung von Nesselzellen, die sich zum Schutz über den oberen Nervenring gelagert haben und dabei in ihrer Gesammtheit gleichzeitig auch als Stützgebilde, als eine Art ektodermaler Skeletring zu fungiren scheinen. (Siehe Medusen Taf. III, Fig. 1 u. 2; Taf. IV, Fig. 2, pag. 49—50).

Von grösserem Interesse für den Zweck der vorliegenden Arbeit, als die besprochenen, sind die übrigen Differenzirungsproducte des Ektoderms, das Nervensystem und die Sinnesorgane, die Muskulatur und die Geschlechtsorgane. Da die beiden erstgenannten Bildungen schon in einer besonderen Schrift von uns monographisch dargestellt worden sind, so mögen sie hier nur in soweit eine kurze Erwähnung finden, als es nothwendig ist, um das Gesammtbild von den Leistungen des Ektoderms zu vervollständigen.

Ganglienzellen und Nervenfibrillen sind fast über das gesammte Integument der Medusen, aber in verschieden reichem Maasse auf einzelne Bezirke vertheilt. In grosser Menge sind sie am Schirmrand zu einem Centraltheil des Nervensystems angehäuft und bilden hier zwei Stränge, den oberen und den unteren Nervenring, welche durch die Stützlamelle des Velum in unvollkommener Weise von einander getrennt werden, da Fasern von einem zum andern Strang durch kleine Oeffnungen in der Scheidewand hindurchtreten. Vereinzelt finden sich die nervösen Elemente in der Subumbrella, an dem Magenstiel und den Tentakeln, an welchen Orten sie unter einander zu einem Plexus vereint sind, der den peripheren Theil des Nervensystems der Medusen darstellt und mit dem centralen Theil überall durch isolirte Nervenfädchen oder Bündelchen zusammenhängt. Ganglienzellen und Nervenfibrillen gehören überall der subepithelialen Ektodermschicht an; im oberen Nervenring werden sie von einem Sinnesepithel überzogen, im unteren Nervenring sind sie von Deckepithelzellen wie die Sehstäbchen vom Pigmentepithel der Retina eingescheidet, in der Subumbrella liegen sie in Lücken zwischen der Muskelfaserlamelle und den zu ihr gehörigen Epithelmuskelzellen. Die Ganglienzellen zählen mit zu den protoplasmareichsten Elementen des Medusenkörpers, welche in höherem Maasse als andere Theile die Osmiumsäure reduciren; am Nervenring gehen sie meist in zwei, am Nervenplexus in zahlreichere Fibrillen über; in dem einen Fall besitzen sie eine mehr spindlige, in dem andern eine mehr unregelmässige Gestalt.

Die Sinnesorgane der Medusen sind Theile der Epithelschicht des Ektoderms und treten daher überall, wo sie nicht in bläschenförmige Hohlräume secundär eingeschlossen sind, mit den umgebenden Medien in directe Beziehungen. Theils sind die Sinnesepithelzellen einzeln im Integument verbreitet, theils sind sie in besonderen Bezirken massenhafter angehäuft; so bilden sie namentlich über dem oberen Nervenring ein zusammenhängendes Sinnesepithel, in welches nur vereinzelte cylinderförmige nicht sensible Zellen als Stützepithelzellen eingestreut sind. Mit wenigen Ausnahmen zeigen die Sinneszellen eine cylindrische oder eine spindlige Gestalt und gehen an ihrem basalen Ende in eine, selten in zwei oder mehrere Nervenfibrillen über.

Indem wir hinsichtlich des weiteren Details auf unsere Separatschrift verweisen, gehen wir nunmehr zu der Muskulatur und den Geschlechtsorganen über, bei deren Darstellung wir länger verweilen werden, da uns hier unsere Untersuchungen zu manchen neuen Ergebnissen geführt haben.

Die Muskulatur.

Die Muskulatur der Medusen ist, wenn wir von den Tentakeln absehen, auf die untere Seite des Schirms beschränkt und setzt sich aus zwei Fasersystemen, einem circulär und einem radial verlaufenden zusammen. Von diesen ist das erstere das bei weitem wichtigste und zerfällt wieder in zwei Abschnitte, in die Muskulatur des Velum und in die Muskulatur der Subumbrella. Beide Ringfaserlagen werden von einander allein durch einen schmalen, am Schirmrand gelegenen, muskelfreien Saum getrennt, in welchem der untere Theil des Nervenrings Platz findet; durch ihre rhythmisch erfolgenden Contractionen vermitteln sie die Fortbewegung des Körpers im Wasser.

Das System der radialen Muskelfasern ist sehr wenig entwickelt und nur auf kleine Bezirke beschränkt. Bei der Mehrzahl der Craspedoten verlaufen an der unteren Wand der Radialkanäle vom Schirmrand bis in die Nähe des Magens radiale Faserzüge, welche besonders bei den Geryoniden wegen ihrer starken Entwicklung gut zu sehen und hier zuerst von Haeckel[1]) beschrieben worden sind (Taf. I, Fig. 5 m; Taf. II, Fig. 1 m; Taf. III, Fig. 3, Fig. 16 m); weniger auffallend sind sie bei den Oceaniden, bei denen sie F. E. Schulze[2]) aufgefunden hat; dasselbe gilt von den Trachynemiden und den Vesiculaten (Aequoriden) (siehe Medusen pag. 40, 52).

Ein zweiter Ort, wo radiale Muskeln vorkommen, ist der Magenstiel, mit welchem einzelne Medusen versehen sind. Bei den Geryoniden sind sie von Haeckel entdeckt und als longitudinale Stielmuskeln benannt worden. Es sind ansehnliche, in der Längsaxe des Magenstiels hinziehende Stränge, welche den Zwischenraum zwischen den zum Magen hinabsteigenden Radialkanälen ausfüllen (Taf. III, Fig. 19) und daher an Zahl diesen entsprechen; sie bedingen die ausserordentliche Beweglichkeit des Magenstiels, welche bei der Ergreifung der Beute eine Rolle spielt. Endlich gehören in das System der radialen Muskulatur noch die Faserstränge, welche am Magen der Ocellaten in longitudinaler Richtung verlaufen und bei Besprechung der Geschlechtsorgane noch weitere Erwähnung finden werden (Taf. I, Fig. 8; Taf. III, Fig. 2, 4, 7 m). An den Anhangsorganen des Medusenkörpers, an den Tentakeln des Schirms und des Mundrandes, sind die Muskeln stets parallel zur Längsaxe dieser Gebilde angebracht, dagegen fehlt eine circuläre Faserlage.

Bei der Untersuchung des histologischen Baues der Muskulatur kann man zwei Theile, die Muskelfibrille und die Muskelzelle oder das Muskelkörperchen unterscheiden. Die erstere tritt uns in zweierlei Modifikationen, hier glatt, dort quergestreift entgegen. Quergestreift sind ausnahmslos die circulär verlaufenden Fibrillen der Subumbrella (Taf. I, Fig. 11 u. 13 m) und des Velum, homogen und ohne Querstreifung sind ebenso ausnahmslos die Fasern am Magen, an den Radialkanälen und am Magenstiel der Geryoniden; das circuläre und das radiale System der Muskulatur stehen daher ausser in der Verlaufsrichtung auch in ihrer feineren Structur in einem Gegensatz zu einander, der auch in ihrer Function sich in sofern äussert, als das erstgenannte System rhythmisch wiederkehrende Contractionen ausführt, das andere nicht. Eine Zwischenstellung nehmen die Tentakeln ein, indem hier je nach den einzelnen Arten bald die glatte, bald die quergestreifte Form vorgefunden wird.

Die Muskelfibrillen sind gewöhnlich nicht zu Bündeln vereint, sondern meist in einer Lage dicht neben einander ausgebreitet, wobei sie der Stützlamelle des Ektoderms fest aufliegen; bald

1) E. Haeckel, Die Familie der Rüsselquallen (Medusae Geryonidae). Jenaische Zeitschrift Bd. II. pag. 167. 1866.
2) F. E. Schulze, Ueber den Bau von Syncoryne Sarsii. Leipzig 1873. pag. 21.

sind sie drehrund, bald sind sie zu schmalen Bändern abgeplattet. Letztere können entweder senkrecht zu der unter ihnen hinziehenden Stützlamelle gestellt und wie die Blätter eines Buches an einander gereiht sein, wie dies am Velum und der Subumbrella der Geryoniden der Fall ist (Taf. I, Fig. 20); oder sie sind umgekehrt wie z. B. in der Subumbrella von Lizzia und Octorchis so angeordnet, dass sie mit den Kanten an einander stossen und mit der breiteren Fläche auf der Stützlamelle ruhen.

Die zu den Muskelfibrillen gehörenden Zellen sind meist protoplasmareiche Körper, welche die Muskellamelle einseitig von aussen bedecken. Hierbei lässt sich nicht entscheiden, wie viel contractile Substanz von dieser, wie viel von jener Zelle gebildet worden ist. Je nach der Lagerung kann man zwei Arten von Muskelzellen, 1) epitheliale und 2) subepitheliale unterscheiden. Die ersteren, welche bei den Medusen gewöhnlich vorkommen, tragen zur Begrenzung der Körperoberfläche mit bei und sind daher von uns schon in der früheren Schrift als Epithelmuskelzellen bezeichnet worden, in welchem Namen sowohl die Function als auch das so wichtige Lageverhältniss in gleicher Weise ausgedrückt wird. Als Beispiel kann die Subumbrella von Carmarina dienen, in deren Bereich auf der quergestreiften Muskellamelle ventralwärts grosse hexagonale, platte Epithelzellen liegen und den Muskelfibrillen zur Matrix dienen (Taf. I, Fig. 11). Bei anderen Medusen dagegen gehören die Muskelzellen dem subepithelialen Gewebe an und bilden eine besondere Schicht, die nach aussen noch von einem zusammenhängenden dünnen Epithelhäutchen überzogen wird, wie wir dies sogleich in einzelnen Fällen näher werden kennen lernen (Taf. I, Fig. 15 mz). Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass im ersten Fall ein primäres, im zweiten ein secundäres Verhältniss gegeben ist.

Die Muskulatur ist nicht bei allen Medusen gleich stark entwickelt, vielmehr lassen sich, wenn die Untersuchung über eine grössere Anzahl von Arten ausgedehnt wird, leicht verschiedene Ausbildungsstufen nachweisen, die in einer Entwicklungsreihe angeordnet werden können und deren Studium uns von einem weitergehenden Interesse zu sein scheint. Das gewöhnliche und zugleich primitivste Verhalten, welches bisher fast ausschliesslich berücksichtigt worden ist, bieten uns diejenigen Befunde dar, wo die Muskelfibrillen in einer Ebene auf einer glatten Stützlamelle ausgebreitet und von den zugehörigen Epithelmuskelzellen bedeckt sind. In allen den Fällen nun, in denen eine Volumszunahme der Muskulatur beobachtet wird, ist dieselbe dadurch herbeigeführt worden, dass die Muskellamelle sich in Falten legt. Eine Anzahl Beispiele werden uns mit verschiedenen Stadien dieses Processes bekannt machen.

Ein Anfangsstadium zeigt das Velum von Aequorea und von Carmarina, von welcher letzteren die Figur 20 auf Tafel I genommen ist. Auf dem Querschnitt gesehen beschreibt die Stützlamelle (s) eine Wellenlinie und dem entsprechend sind auch die Querschnitte der Muskelbänder (m) in einer Wellenlinie angeordnet. Die Unebenheiten, die hierdurch an der Oberfläche des Velum entstehen müssten, werden zum Theil dadurch ausgeglichen, dass die Epithelmuskelzellen (d), deren Cuticulae nahezu in einer glatten Ebene liegen, in den Wellenthälern eine Volumszunahme erfahren haben. Durch diese Einfaltung ist bei Carmarina im Vergleich zu andern Medusen auf einer gleich grossen Fläche die Muskelmasse bedeutend vermehrt, wobei das Velum an Dicke zugenommen hat. Uebrigens tritt die Einfaltung erst allmählich bei älteren Thieren ein, bei jüngeren ist die Muskellamelle noch glatt ausgebreitet und wie bei den meisten Medusen beschaffen (Taf. I, Fig. 19).

Ein weiteres Entwicklungsstadium desselben Vorgangs in etwas modificirter Form giebt sich uns in der Muskulatur an den Tentakeln und am Magenstiel von Carmarina zu erkennen.

Ein Querschnitt durch die Wand eines hohlen, schlauchförmigen Tentakels von Carmarina (Taf. I, Fig. 14) zeigt einen zusammengesetzteren Bau, als ihn die gleichen Theile der meisten andern Medusen besitzen. Die Stützlamelle (s), welche Entoderm und Ektoderm von einander scheidet, ist von einer aussergewöhnlichen Stärke und bildet auf dem Querschnitt einen dicken, homogen erscheinenden Ring. Auf ihrer Aussenfläche erheben sich zahlreiche dünne Leisten, die aus derselben Substanz wie die Stützlamelle bestehen und dicht bei einander parallel zur Längsaxe des Tentakels gestellt sind. Die Stützleisten oder Stützblätter, wie wir sie auch nennen können, zerfallen zuweilen noch in kurzer Entfernung von ihrem Ursprung in feinere secundäre Blätter. Sowohl die ringförmige Stützlamelle als auch die von ihr sich erhebenden Leisten werden auf ihrer Aussenfläche von einer Lage longitudinaler Muskelfasern (m) bedeckt, die auf Querschnitten durch Osmiumpräparate als dunkel glänzende Körner erscheinen. Es ist daher die Muskellamelle, welche bei andern Medusen die Gestalt eines Cylindermantels besitzt, bei Carmarina nach Art einer Halskrause in zahlreiche, dicht an einander gedrängte Falten gelegt, zwischen welche sich von der Stützlamelle aus dünne Blätter als Unterlage hineinschieben. Ektodermzellen füllen den Zwischenraum zwischen den einzelnen Falten aus und bedecken auch die freien Kanten derselben in mehreren Lagen, so dass die Tentakelwand wieder eine glatte Oberfläche gewinnt. Zahlreiche Nesselzellen (n) sind sowohl in die oberflächlichen als auch in die tieferen Schichten des Ektoderms eingestreut und sind bald senkrecht, bald parallel zur Längsaxe des Tentakels gestellt. Schon Haeckel (Geryoniden pag. 157—166) hat die Geryonidententakeln auf Querschnitten untersucht, schreibt ihnen aber bei der Schilderung seiner Befunde eine noch verwickeltere Structur, als wir aufgefunden haben, zu, indem er es für wahrscheinlich hält, dass Streifungen der Stützlamelle auf eine Zusammensetzung aus glatten Muskelfasern zurückzuführen sind und dass daher ausser longitudinalen auch noch ringförmig angeordnete Muskelfasern vorkommen. Die von Haeckel gegebene Darstellung hat Korotneff[1]) in seiner Untersuchung von Lucernaria, bei welcher er einen ähnlichen Bau der Muskulatur beobachtet hat, in richtiger Weise umgedeutet.

Noch ausgeprägter als an den Tentakeln ist die Faltenbildung der Muskelhaut in mancher Beziehung an den longitudinalen Muskelsträngen des Magenstiels von Carmarina. Die Muskelstränge füllen, wie schon früher erwähnt wurde, den Zwischenraum zwischen den dicht neben einander zum Magen herablaufenden Radialkanälen aus (Taf. III, Fig. 19). Auch hier erheben sich von einer dünnen Stützlamelle zahlreiche äusserst feine Blätter von Stützsubstanz, welche den Blättern eines Buches vergleichbar senkrecht zur Oberfläche des Stiels gestellt sind und nur durch schmale Zwischenräume von einander getrennt werden (Taf. I, Fig. 16). Auf ihren beiden Seiten werden die Stützblätter von einer dünnen Lage runder Muskelfasern überzogen. In den schmalen Zwischenräumen sind spärliche Zellen, die wir wohl für die Matrixzellen der Muskulatur halten müssen, eingebettet; nach aussen wird das Ganze noch gleichmässig von ein bis zwei Lagen von Ektodermzellen zugedeckt.

In den zwei zuletzt geschilderten Fällen kann man verfolgen, dass mit der auftretenden Einfaltung der Muskellamelle und in Folge derselben die Muskelzellen — ob vollständig oder theilweise, sei dahingestellt — aus dem Epithel ausscheiden und zu Bestandtheilen einer subepithelialen Schicht werden. Das Ausscheiden der Muskelzellen aus dem Epithel hat aber hiermit innerhalb der Medusen seinen Abschluss noch nicht erreicht; vielmehr giebt es einige Craspedoten, die in dieser Hinsicht noch höher stehen als selbst Carmarina, indem bei ihnen die Muskulatur der Subumbrella entweder ganz

1) Korotneff, Histologie de l'hydre et de la Lucernaire. Archives de zoologie exp. t. V. pag. 382. 1876.

oder innerhalb des an den Schirmrand stossenden Bezirks sich vom Ektoderm gleichsam abspaltet und ein mehr oder minder vollständig gesondertes Muskelblatt repräsentirt. Am schönsten prägt sich diese Entwicklungsstufe bei Aequorea aus (Taf. I, Fig. 15 u. 18). Die Faltung der Fibrillenschicht (m) ist hier nicht so ansehnlich, wie es an den Tentakeln oder am Magenstiel von Carmarina der Fall ist. Nur in der Nähe des Schirmrandes unter dem Ringcanal (Fig. 15) bilden die Querschnitte der Muskelfibrillen eine vielfach geknickte und ausgebuchtete Linie, die schon in einiger Entfernung in eine nur wenig gebogene Linie übergeht (Fig. 18). Ueberall jedoch sind im Ektoderm deutlich zwei Zellenlagen zu unterscheiden. Die eine ist dicker, folgt unmittelbar nach aussen von den Muskelfibrillen und besteht aus protoplasmareichen Elementen (mz), die unregelmässig gegen einander gepresst meist in einer einfachen Schicht, selten zu zweien über einander liegen. Die andere Lage (d), welche als Epithel fungirt, ist dünner und unscheinbar, so dass der rundliche Kern in jeder Zelle einen über die Oberfläche hervorspringenden Höcker bedingt. Epithelzellen und Muskelzellen sind auf dem Querschnitt durch eine scharfe Linie (s') getrennt, die nur in wenigen Punkten unterbrochen ist, wo Zellen des subepithelialen Gewebes gegen das Epithel hervorragen. Wir glauben dies Bild nicht anders deuten zu können als durch die Annahme, dass zwischen dem Epithel und den Muskelzellen eine Stützlamelle ausgeschieden worden ist, wenn wir sie auch nicht isolirt haben darstellen können. Dieselbe ist zweifellos eine Neubildung und dadurch für uns von Bedeutung, dass sie die selbständig gewordene Muskelschicht noch schärfer gegen das darüber liegende Epithel abgrenzt. Man kann wohl sagen, dass durch die Bildung dieser Grenzscheide die Muskulatur von ihrem Mutterboden, dem Ektoderm, losgelöst und zu einer besonderen mesodermalen Lage geworden ist.

An Macerationspräparaten ist es ein Leichtes, die Epithelschicht auf grosse Strecken im Zusammenhang als ein zartes schleierartiges Häutchen abzulösen und haben wir in unseren Untersuchungen über das Nervensystem der Medusen, wo die erörterten Verhältnisse zum Theil schon ihre Darstellung gefunden haben, von einem derartigen Präparat eine Abbildung gegeben (Medusen pag. 79, Taf. VI, Fig. 9). Unter dem Häutchen bleibt dann die Schicht der Muskelzellen mit ihren Muskelfibrillen zurück. Durch Zerzupfen isolirt man aus derselben einzelne Fibrillen, von denen eine jede ihr anhaftendes Protoplasmaklümpchen mit Kern, ihr Muskelkörperchen, besitzt.

Aehnliche Verhältnisse, wie bei Aequorea, kehren bei Lizzia, Oceania und Mitrocoma Annae wieder; doch sind es hier immer nur Theile der Subumbrella und zwar die an den Schirmrand grenzenden, innerhalb welcher die Muskelkörperchen aus der Epithelschicht des Ektoderms ausscheiden. Hinsichtlich der bei Mitrocoma vorhandenen Verhältnisse verweisen wir auf eine unserer früheren Zeichnungen (Medusen Taf. VII, Fig. 14).

Die untersuchten Medusen zeigen dem Gesagten zu Folge in der Beschaffenheit ihrer Muskulatur sehr wesentliche Verschiedenheiten, die dadurch für uns von Interesse sind, dass sie verschiedene Stufen in der Ausbildung dieses Gewebes veranschaulichen. Bei einem Theil sind die Muskelzellen zugleich Epithelzellen, bei einem anderen ist eine Differenzirung in ein gesondertes ektodermales Epithel und eine gesonderte mesodermale Muskulatur eingetreten. Uebergangsformen vermitteln zwischen beiden Extremen und deuten uns den Weg an, auf dem die Ausscheidung der Muskulatur erfolgt sein mag. Die Grössenzunahme der Muskellamelle zwingt dieselbe, sich einzufalten. So scheiden zuerst einige der Muskelzellen von der Oberflächenschicht des Körpers aus; ihnen folgen die übrigen nach, während eine Epithellage über ihnen zur Entwicklung kommt. Ist diese Auffassung richtig, so ist in der Volumszunahme der Grund zu suchen, dass sich vom Ektoderm eine besondere

Muskellamelle abspaltet; da nun die Volumszunahme in den engsten Beziehungen zum Gebrauch des Organs steht, so ist in letzter Instanz die Muskelthätigkeit als der Factor zu bezeichnen, der aus dem Epithelmuskelgewebe ein selbständiges Muskelgewebe macht.

Die Geschlechtsorgane.

Im Gegensatz zu den bisher betrachteten einfacher gestalteten Organsystemen herrscht im Bau der Geschlechtsorgane eine grössere Mannigfaltigkeit vor; denn nicht allein die Hauptgruppen unterscheiden sich hier wesentlich von einander, sondern auch die einzelnen Familien zeigen häufig bemerkenswerthe Besonderheiten. Wenn es dieserhalb schon zweckmässig ist, die Bildung der Geschlechtsorgane bei den wichtigsten Familien getrennt zu besprechen, bevor wir zu einer allgemeinen Uebersicht schreiten, so empfiehlt sich eine derartige Behandlungsweise auch noch aus zwei weiteren Gründen. Erstens fehlen zur Zeit genauere und umfassendere Angaben über diesen Theil der Medusenorganisation. Wenn wir F. E. Schulze's Arbeit über Syncoryne Sarsii ausnehmen, so gründet sich Alles, was wir über die Geschlechtsorgane wissen, auf die trügerischen Bilder, die man auf optischen Durchschnitten oder Flächenansichten erhält, Bilder, die denn auch zu manchen irrigen Auffassungen Veranlassung gegeben haben. Wie in vielen anderen Punkten, so kann auch hier nur mit Hilfe der Querschnittsmethode, deren wir uns fast allein bedient haben, Sicherheit erlangt werden. Zweitens haben wir uns der principiellen Wichtigkeit des Gegenstandes halber zu einer detaillirten Darstellung unserer Beobachtungen entschlossen. Da in der Neuzeit der Ursprung der Geschlechtsorgane in hervorragender Weise das Interesse der Forscher in Anspruch nimmt und gerade die Hydromedusen Veranlassung zu wichtigen Verallgemeinerungen gegeben haben, wollen wir unserem Leser Gelegenheit bieten, sich über die Berechtigung derselben ein eigenes Urtheil zu bilden.

1. Die Geschlechtsorgane der Trachymedusen.

Aeginiden. — Indem wir von dem Grundsatz ausgehen, dass ein Organ eine um so niedrigere Entwicklungsstufe einnimmt, je weniger es scharf umschrieben und localisirt ist, stellen wir die Geschlechtsorgane der Aeginiden an die Spitze unserer Darstellung. Denn bei keiner craspedoten Meduse sind die Geschlechtsproducte so weit verbreitet, wie innerhalb dieser auch sonst in ihrer Organisation so eigenartig beschaffenen Gruppe.

Nach den übereinstimmenden Angaben früherer Forscher entwickeln sich die Geschlechtsproducte der Aeginiden in der unteren Wand der Magentaschen. Hier wurden sie zuerst von Kölliker[1]) bei Aeginopsis Mediterranea und später von Gegenbaur[2]) bei Aegineta (?) flavescens aufgefunden. Weitere Mittheilungen über ihre Vertheilung verdanken wir Leuckart[3]), welcher das über Aeginopsis Bekannte bestätigte und ausserdem eine Cunina (C. moneta) untersuchte. Nach ihm sind bei letzterer Meduse ebenso viele Geschlechtsorgane als Magentaschen vorhanden; ein jedes besitzt die Gestalt eines halbmondförmigen Wulstes, der zwei benachbarten Magentaschen angehört, indem er ihre einander zugewandten seitlichen Ränder, sowie die dazwischen gelegene Strecke des Magens einnimmt. Diese

1) A. Kölliker, Ueber Scheibenquallen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. IV. pag. 320.

2) C. Gegenbaur, Versuch eines Systems der Medusen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. VIII. pag. 264.

3) R. Leuckart, Beiträge zur Kenntniss der Medusenfauna von Nizza. Archiv f. Naturgesch. Jahrg. 1856. Bd. I. pag. 34 u. 37.

Schilderung wurde von F. Müller[1]) für die Cunina Koellikeri und von E. Haeckel[2]) für die Cunina rhododactyla bestätigt. Namentlich machte Haeckel ausführlichere Angaben über die Hoden, die bald auf den zwischen zwei Magentaschen gelegenen Raum beschränkt sein, bald sich auf die Magentaschen ausdehnen sollen.

Da wir an lebenden Thieren, auf welche Leuckart, Haeckel und Müller allein Bezug nehmen, keine Beobachtungen angestellt haben, können wir uns auch nicht darüber aussprechen, welche Bilder zu den unter einander übereinstimmenden, von uns jedoch nicht bestätigten Angaben jener drei Forscher Veranlassung gegeben haben. Bei unserer Arbeit waren wir auf ein Material angewiesen, das zwar in Osmiumsäure vortrefflich conservirt war, aber wegen der starken Schwärzung der Gewebe zu Flächenbildern nicht gebraucht werden konnte; und wurden daher unsere Resultate allein mit Hilfe von Querschnitten gewonnen, zu denen wir drei verschiedene Arten, Aeginopsis Mediterranea, Cunina lativentris und C. sol maris verwandten.

Mit einer einzigen Ausnahme, die noch später besonders besprochen werden soll, stimmten alle untersuchten Aeginiden unter einander darin überein, dass die untere Wand des Magens und der Magentaschen in weiter Ausdehnung mit der Bildung der Geschlechtsproducte betraut und dem entsprechend bei geschlechtsreifen Thieren beträchtlich verdickt war. Die Verdickung fehlte nur an zwei Stellen, im Umkreis des Mundes und an den Enden der Magentaschen. Der Mund wurde von einer verschieden breiten Zone umgeben, die keine Geschlechtsproducte, dafür aber häufig dichte Massen von Nesselzellen enthielt. Die ausserdem noch von den Geschlechtsorganen freigelassene Stelle an den Enden der Magentaschen war stets klein und lag unter der Wurzel der Tentakeln, da wo bei Cunina lativentris die beiden Schenkel des so abweichend beschaffenen Ringcanals entspringen.

Radialschnitte durch die untere Wand des in Taschen ausgezogenen Magenraumes ergeben daher folgende Bilder. Ist der Schnitt durch eine Magentasche in der Nähe der Tentakelbasis gelegt worden (Taf. III, Fig. 11), so erhält man eine Lamelle, die auf der einen Seite mit dem Rand der Mundöffnung abschliesst, auf der anderen Seite sich je nach den einzelnen Arten in verschiedener Weise fortsetzt. Bei Cunina lativentris, wo ein Ringcanal vorhanden ist, verlängert sie sich in die untere Wand desselben; wo dagegen wie bei C. sol maris und Aeginopsis Mediterranea ein functionirender Ringcanal fehlt, inserirt sie sich unmittelbar an der subumbrellaren Fläche der Schirmgallerte. Die beiden Enden der Lamelle sind nicht verdickt; die dazwischen liegende Strecke aber, welche allein die Geschlechtsproducte erzeugt, ist beim männlichen Thier nach den beiden Enden zu am dicksten, während ihr Bild bei weiblichen Medusen verschieden ausfällt, je nachdem auf dem Schnitt eine der in geringer Anzahl vorhandenen Eizellen getroffen worden ist oder nicht.

Ein Radialschnitt durch die Magenwand mitten zwischen zwei Taschen sieht im Grossen und Ganzen dem beschriebenen Bilde sehr ähnlich (Fig. 9). Die Lamelle ist nur kürzer und weicht ferner auch darin ab, dass die Verdickung der Geschlechtsorgane gleich an der Stelle anhebt, wo die Magenwand von der unteren Fläche der Umbrella entspringt. Auf einem Schnitt endlich, der in der Mitte zwischen den zwei geschilderten geführt worden ist (Fig. 10), erblickt man ausser dem Querschnitt der Magenwand noch den Querschnitt durch die seitlich vorspringende Ausbuchtung einer Magentasche und kann sehen, dass die untere Wand derselben in ganzer Ausdehnung Geschlechtsproducte entwickelt hat.

1) F. Müller, Cunina Koellikeri. Beitrag zur Naturgeschichte der Aeginiden. Archiv f. Naturgesch. Jahrg. 1861. Bd. I. pag. 47.

2) E. Haeckel, Anatomie von Cunina rhododactyla. Geryoniden pag. 267.

Die hervorgehobenen Unterschiede zwischen den Querschnitten aus verschiedenen Körpergegenden kommen bei allen denjenigen Exemplaren in Wegfall, bei denen sich keine Taschen vom Magen abgesondert haben und daher nur ein einziger grosser verdauender Hohlraum vorhanden ist. An allen Stellen gleicht dann das Bild eines Radialschnittes völlig der Figur 9 auf Tafel III.

Nach diesen Beobachtungen, die wir durch Anfertigung von tangentialen Schnitten noch weiter sicher gestellt haben, bilden die Geschlechtsproducte der Aeginiden in der unteren Wand des Magens eine ringförmige Schicht, die verschieden breit ist, indem sie bald bis ganz in die Nähe des Mundrandes reicht, bald in grösserer Entfernung von demselben aufhört. Sie dehnen sich bei den mit Magentaschen versehenen Thieren auf diese aus und lassen dann nur den nach der Peripherie gelegenen Rand frei. Man kann daher bei den Aeginiden nicht, wie es die früheren Forscher gethan haben, von einzelnen getrennten Geschlechtsorganen reden, da noch die ganze untere Fläche des Gastrovascularsystems mit Ausnahme des Ringcanals die Fähigkeit besitzt, Geschlechtsproducte zu erzeugen.

Der einzige Fall, der unter den von uns untersuchten Thieren eine Ausnahme von dem beschriebenen typischen Verhalten machte, betrifft eine durch ihre Körpergrösse besonders ausgezeichnete weibliche Cunina sol maris. Hier waren nur kleine umschriebene Stellen nachweisbar, in denen je ein Ei vorhanden war; sie schienen in den Magentaschen unregelmässig zerstreut zu sein, am Magen selbst zu fehlen. Leider ist die Querschnittsmethode wenig geeignet, um die Vertheilung derartiger kleiner Heerde mit Sicherheit festzustellen, so dass wir hierüber nichts Genaueres mittheilen können.

Ueber den feineren Bau der Geschlechtsorgane der Aeginiden liegen in der Literatur keine irgend wie ausführlicheren Angaben vor. Alles was wir hierüber wissen, beschränkt sich auf die Bemerkung Haeckel's (Geryoniden pag. 267), dass die Eier und Spermatozoen aus dem Epithel des Gastrovascularsystems hervorgehen. — Ein ziemlich umfangreiches Material hat uns in den Stand gesetzt, nicht allein erwachsene männliche und weibliche Thiere, sondern auch Entwicklungsstadien zu untersuchen, welche zum Theil so wenig differenzirt waren, dass ihr Geschlecht überhaupt nicht festgestellt werden konnte. Im Folgenden sollen zuerst die männlichen Thiere, dann die weiblichen und zuletzt die indifferenten Entwicklungsformen besprochen werden.

An Querschnitten, die in tangentialer oder radialer Richtung durch die untere Wand des Magens oder der Magentaschen einer männlichen, nahezu geschlechtsreifen Cunina geführt worden sind (Taf. II, Fig. 15), erblickt man die beiden aus den primären Keimblättern hervorgegangenen Hauptschichten des Medusenkörpers, das Entoderm und Ektoderm, durch eine sehr deutliche Stützlamelle getrennt. Das Entoderm (en) zeigt dieselbe Beschaffenheit wie auch sonst in der unteren Wand des Gastrovascularsystems und besteht, wie wir später noch genauer besprechen werden, aus grossen Zellen, deren Grenzen an Carminosmiumpräparaten nicht hervortreten, deren Körper in dem an die Stützlamelle grenzenden Abschnitt von grossen und zahlreichen Vacuolen durchsetzt sind, während die Kerne in ein oder mehreren Schichten angeordnet meist im mittleren Theile der Zelle liegen.

Eine genauere Besprechung verlangt das nach aussen von der Stützlamelle (s) gelegene, stark verdickte Ektoderm, an welchem man deutlicher als an den meisten übrigen Stellen des Medusenkörpers die beiden Bestandtheile, das Epithel und die subepitheliale Zellenschicht, unterscheiden kann. Die subepitheliale Zellenschicht ist so stark entwickelt, dass sie auf den ersten Blick allein das Ektoderm zu bilden scheint; sie setzt sich aus zweierlei Zellformen zusammen, die allein in der Grösse von einander abweichen. Während die kleineren (p) einen Durchmesser von 4,5 μ besitzen, messen die grösseren (q) bis 9 μ. Im Uebrigen stimmen die beiden Zellenarten in ihrem Bau überein,

indem ihr Körper fast nur aus dem Kern besteht, der von einer dünnen Schicht Protoplasma umhüllt wird.

Die kleineren und die grösseren Zellen theilen sich in den Raum zwischen dem Epithel und der Stützlamelle in der Weise, dass die ersteren nach aussen unter dem Epithel, die letzteren nach innen unmittelbar auf der Stützlamelle liegen. In Bezug auf die Masse ihres Vorkommens stehen sie in einem Wechselverhältniss; bei manchen Exemplaren — zweifellos den jüngeren Thieren — wird das ganze subepitheliale Gewebe fast nur von den grösseren Zellen gebildet (Fig. 13), während dieselben bei anderen wieder durch die kleineren Zellen fast völlig verdrängt und auf eine dünne Lage in den tiefsten Schichten des Ektoderms beschränkt sind (Fig. 15). Aus dieser Verbreitungsweise geht hervor, dass die kleineren Zellen durch Theilung aus den grösseren entstehen; sie sind, wie beim Zerzupfen sich feststellen lässt, entweder schon reife Spermatozoen selbst, indem dann ihr Körper sich in einen feinen langen Faden, den Spermatozoenschwanz, verlängert, oder Bildungszellen, die in Umwandlung zu Spermatozoen begriffen sind. Dem entsprechend müssen die grösseren Elemente als Spermatozoenmutterzellen gedeutet werden.

Die Epithelschicht (d), welche die dicke Masse der subepithelialen Zellen bedeckt, ist ein dünnes, leicht zu übersehendes Häutchen. Ihr ansehnlichster Bestandtheil ist die wohl entwickelte Cuticula, die mit knötchenartigen Verdickungen auf der inneren Seite versehen ist. Die unter der Cuticula gelegenen Zellenkörper sind unter einander zu einer dünnen feinfaserigen Lage verschmolzen, die von Strecke zu Strecke ovale, 8 μ lange Kerne umschliesst und in grösseren oder geringeren Abständen Ausläufer in das darunter gelegene Gewebe entsendet. Diese Ausläufer (b) sind fein längsgestreift und lösen sich beim Zerzupfen in Büschel sehr zarter Fibrillen auf; da sie in Osmiumsäure sich stark bräunen, heben sie sich deutlich von ihrer Umgebung ab und lassen sich gut in ganzer Ausdehnung verfolgen. Sie beginnen an der Epithelschicht mit einer trichterförmigen, ein oder mehrere Kerne umschliessenden Verbreiterung, indem ihre Fibrillen in die subcuticulare Faserschicht nach allen Seiten ausstrahlen; von hier aus verlaufen sie senkrecht zur Stützlamelle und bis an diese heran, wo sie mit einer kleinen Verbreiterung aufhören. Da sie naturgemäss bei dieser Anordnung eine parallele Richtung einhalten, verleihen sie dicken Schnitten ein streifiges Aussehen; auf dasselbe müssen wohl auch die Bilder zurückgeführt werden, die Allman[1]) von optischen Durchschnitten männlicher Gonophore giebt und von denen er als charakteristisch hervorhebt, dass die Anordnung der Spermatozoen eine radiale Streifung der Hodensubstanz bedingt. Die auf der Lamelle aufsitzenden Enden der Stützfasern — denn als solche können wir die Ausläufer der Epithelzellen bezeichnen — erscheinen häufig an den Osmiumpräparaten als dunkle, scharf begrenzte Körperchen, die den Querschnitten von Muskelfibrillen sehr ähnlich sehen (Fig. 18). Wir haben uns daher die Frage vorgelegt, ob Muskelfibrillen bei den Aeginiden in der unteren Wand des Magens oder der Magentaschen vorkommen; haben uns jedoch von der Existenz derselben nicht überzeugen können und müssen es unentschieden lassen, durch welches Gewebe die mannigfachen Formveränderungen der Mundöffnung bedingt sein mögen.

In ihrem Verlauf geben die Stützfasern unter spitzem Winkel seitlich Fibrillenbündel ab, die sich unter einander verbinden. So entsteht ein Fachwerk, in dem die Spermatozoen und Spermatozoenmutterzellen eingelagert sind. Stellenweise findet man ferner ovale Kerne (y) den Stützfasern äusserlich angeklebt, wie es Figur 18 auf Tafel II zeigt; doch liess sich die Zusammengehörigkeit von Fasern und Kernen auf Zerzupfungspräparaten nicht sicher stellen.

1) G. J. Allman, A monograph of the Gymnoblastic or Tubularian Hydroids. London 1871. pag. 65.

Wie in der Beschaffenheit der subepithelialen Zellenschicht sich Verschiedenheiten nachweisen liessen, die vom Reifezustand des Thieres abhängig sind und sich in dem Ueberwiegen der Spermatozoenzellen oder der Spermatozoenmutterzellen aussprachen, so verhält sich auch das System der Stützfasern nach dem Alter der Meduse verschieden. Reichlich entwickelt, wie wir es eben geschildert haben, ist es nur bei Thieren, bei denen das subepitheliale Zellenlager zu einer kleinzelligen Masse geworden ist (Fig. 15 u. 18). Bei jungen Individuen dagegen, bei denen sich nur Spermatozoenmutterzellen vorfinden, sind die Stützfasern spärlich entwickelt, wie in Figur 13, oder können sogar ganz fehlen.

In gleicher Weise wie bei den Hoden ist auch bei den Eierstöcken die Verdickung der Magenwand im Bereich des als Geschlechtsorgan functionirenden Bezirks einzig und allein durch die Ausbildung des Ektoderms und speciell durch die Ausbildung seines subepithelialen Theiles bedingt; das Entoderm dagegen zeigt keine Abweichungen von seinem gewöhnlichen Verhalten.

Das subepitheliale Gewebe der Ovarien ist eine mehrschichtige Lage dicht an einander gedrängter Zellen, die wir als Keimzellen bezeichnen wollen (Fig. 14 k). Die Keimzellen variiren im Allgemeinen nur wenig in ihrer Grösse, indem die kleinsten 10 μ, die grössten 25 μ messen. Jene finden sich besonders in dem Theil der Magenlamelle, welcher an die Subumbrella stösst, diese mehr in den mittleren Theilen. Die Grösse der Zelle wird im Wesentlichen vom Kern bedingt, da das Protoplasma nur eine dünne Rindenschicht bildet, wenn es auch reichlicher als bei den Spermatozoenmutterzellen vorhanden ist. Die Kerne sind rundlich und lassen niemals in ihrem Inneren ein Kernkörperchen von der Gestalt eines kleinen stark lichtbrechenden Korns vermissen; sie sind häufiger zu zwei oder vier in einer Zelle zusammengedrängt, als wären sie aus der Theilung eines grösseren Mutterkerns entstanden.

Nach aussen werden die Keimzellen, zwischen denen nur selten hier und da eine Nesselzelle (n) eingesprengt ist, von einer einfachen Lage von Epithelzellen (d) bedeckt. Diese unterscheiden sich von den Epithelzellen des Hodengewebes durch den Mangel der faserigen Differenzirung und der als Stützfasern fungirenden Ausläufer; sie sind einfache Deckzellen und haben nicht für die Festigkeit des subepithelialen Gewebes, dessen grosszellige Masse keiner Stützsubstanz bedarf, zu sorgen. Gleich den Deckepithelzellen an vielen anderen Stellen des Medusenkörpers sind sie protoplasmaarm, so dass die Cuticula der ansehnlichste Theil des Zellkörpers ist.

In das durch die Keimzellen erzeugte Stroma sind die Eier (o) eingebettet, welche bei den von uns untersuchten Medusen in so geringer Anzahl vorhanden waren, dass auf vielen Schnitten das subepitheliale Gewebe nur aus Keimzellen bestand. Sie liegen mit einer Seite unmittelbar auf der Stützlamelle (s), welche sie gegen das Entoderm hin vorbuchten, ohne sie im Uebrigen zu durchbrechen; auf der anderen Seite werden sie entweder direct vom Epithel überzogen oder zuvor noch von einer Lage Keimzellen bedeckt. Sie erreichen eine bedeutende Grösse und sind dann scharf gegen die Umgebung abgegrenzt, als wären sie von ihr durch eine feine Membran getrennt. Ihr Protoplasma hat ein schaumiges Aussehen; ihr Keimbläschen enthält mehrere kleine Nucleoli.

Bei der Cunina sol maris, auf die sich vorliegende Schilderung bezieht, konnten zwischen Eizellen und Keimzellen keine ausgeprägten Uebergangsformen nachgewiesen werden. Denn wenn auch vereinzelte Keimzellen die übrigen durch ihre Grösse beträchtlich übertrafen, so war doch immer noch ein sehr bedeutender Unterschied zwischen ihnen und den kleinsten Eizellen bemerkbar; es würde daher die durch den Namen „Keimzellen“ ausgedrückte Auffassung, dass die subepithelialen Zellen die Anlagen zukünftiger Eier sind, nur eine Vermuthung geblieben sein, wenn es uns nicht geglückt

wäre, in einem zweiten Fall hierüber grössere Sicherheit zu gewinnen. Dieser zweite Fall betrifft das schon oben erwähnte Exemplar von Cunina sol maris, das sich von allen übrigen durch die Vertheilung seiner Geschlechtsproducte unterschied.

Bei der genannten Meduse wurden zwei Magentaschen sammt dem anstossenden Theil des Magens in successive Querschnitte zerlegt und dabei drei getrennte Ovarialanlagen, zwei in der einen, die dritte in der anderen Magentasche vorgefunden. Von diesen enthielt eine nur Keimzellen, die anderen beiden umschlossen ausserdem noch je ein durch seine ausserordentliche Grösse auffallendes Ei.

Die Anschwellung im Ektoderm war in dem Fall, wo kein Ei vorhanden war, nur unbedeutend und besass die Gestalt eines über die Oberfläche wenig hervortretenden Hügels, dessen Basis sich auch nach der Entodermseite hin schwach hervorwölbte (Taf. II, Fig. 9). Nach aussen wurde sie von einer einfachen Lage platter Epithelzellen (d) bedeckt, während sie ihrer Hauptmasse nach aus 19—50 μ grossen Keimzellen (k) bestand, die unmittelbar auf der einen Seite an die Stützlamelle, auf der anderen Seite an das Epithel grenzten. Die Keimzellen waren durch gegenseitigen Druck polygonal abgeplattet und von einander durch eine dünne Schicht Kittsubstanz getrennt, die in Osmiumsäure sich stark geschwärzt hatte. In ihren grossen runden Kernen lagerte stets ein scharf contourirtes 1,5—3,0 μ grosses Kernkörperchen; einige Zellen enthielten 2, 3 oder 4 Kerne dicht gegen einander gepresst, wie wir es oben schon von der anderen Cunina geschildert haben, woraus wir auch hier auf eine fortdauernde Vermehrung der Keimzellen durch Theilung der vorhandenen schliessen (Taf. II, Fig. 17).

Die beiden anderen Ovarialanlagen waren ungefähr stecknadelkopfgross und wurden zum grössten Theil von der sehr voluminösen Eizelle gebildet, deren Dotter beidesmal scharf in zwei ihrem Aussehen nach verschiedene Partien gesondert war (Taf. II, Fig. 10). Die an die Stützlamelle grenzende Hälfte war an den in Osmiumsäure conservirten Präparaten in eine krümelige klumpige Masse zerfallen. Die andere Hälfte zeigte dagegen eine alveoläre Structur, als wäre ihr Protoplasma von zahlreichen Vacuolen durchsetzt. In der Rindenschicht fanden sich einige Fetttropfen. Beide Hälften der Eizelle setzten sich mit einer scharfen Linie gegen einander ab und an ihrer Grenze lagerte das Keimbläschen (h), das von einer deutlichen Membran umgeben wurde und in einem feinkörnigen Inhalt zahlreiche wie zerstäubte Nucleoli umschloss.

Den neben der Eizelle übrig bleibenden Raum nahmen die Keimzellen in Anspruch, unter denen einige sich dadurch auszeichneten, dass sie grösser und protoplasmareicher waren und einen grösseren Kern besassen wie die übrigen. Wir halten sie für Keimzellen, die im Begriff sind, zu Eiern heranzuwachsen. Dies konnte namentlich bei einer 76 μ grossen Zelle mit 53 μ grossem Kern keinem Zweifel unterliegen, da dieselbe schon vollständig das Aussehen einer jungen Eizelle darbot.

Die Keimzellen und das Ei bildeten eine zusammengehörige Masse, die von dem Epithel des Magenraums (en) durch eine derbe Stützlamelle (s), einen Theil der Grenzscheide zwischen Ektoderm und Entoderm, getrennt wurde; ebenso wurden sie auch gegen das Epithel der Körperoberfläche durch eine deutliche Membran abgegrenzt (s'), die nur als eine innerhalb des Ektoderms entstandene Neubildung angesehen werden kann, da sie in der schon besprochenen jungen Ovarialanlage vollkommen fehlte. Diese Membran war an einer kleinen Stelle unterbrochen, wo sie allmählig sich verdünnend mit einem zugeschärften Rand aufhörte, so dass hier die Keimzellen unmittelbar an das Epithel stiessen (Fig. 16); an der Peripherie des Ovarium verschmolz sie mit der zwischen Ektoderm und Entoderm befindlichen Stützlamelle.

Von den Fällen, in denen das Geschlecht der Medusc wegen des geringen Ausbildungsgrades der Organe noch nicht bestimmt werden konnte, mögen hier nur zwei Erwähnung finden. Das jüngste Exemplar, das wir auf Querschnitten untersucht haben, war eine Cunina lativentris, deren Scheibendurchmesser 5 mm betrug. Bei derselben war das Ektoderm im Bereich der Magentaschen eine dünne Zellenlage, die meist nur von einer Schicht Epithelzellen gebildet wurde. Nur ganz isolirt fand sich unter den Epithelzellen hier und da eine rundliche Zelle, die an der Oberflächenbegrenzung keinen Antheil hatte und die daher als ein Theil der subepithelialen Zellenschicht zu betrachten ist. Bei einer älteren Meduse derselben Art sind diese subepithelialen Zellen in der Wand der Magentaschen zahlreicher (Taf. II, Fig. 12 u); zu zwei oder drei liegen sie in geringen Abständen von einander oder sie häufen sich sogar zu grösseren Gruppen an, welche das Ektoderm nicht unwesentlich verdicken. Die Epithelzellen (d) bedecken nicht allein diese Gruppen, sondern sie schicken sogar scheidenartige Fortsätze zwischen sie hinein, welche die Zellengruppen von einander trennen und bis an die Stützlamelle reichen. Letztere ist bei ganz jungen Thieren nicht gut zu erkennen und erscheint nur unter dem Bild einer scharfen Grenzlinie zwischen Ektoderm und Entoderm; bei älteren Exemplaren dagegen, wie z. B. bei denen, auf welche sich die zweite Schilderung bezieht, ist sie deutlich doppelt contourirt (s). — Auch bei diesen jungen Medusen bot das Entoderm (en) keine erwähnenswerthen Besonderheiten im Bereich der Geschlechtsanlagen dar.

Die Trachynemiden. Bei den Trachynemiden sind die Geschlechtsorgane in der Achtzahl im Verlauf der acht Radialkanäle entwickelt, an denen sie je nach den einzelnen Arten einen verschiedenen Platz einnehmen. Bei den meisten Aglauriden hängen sie als ovale Körper im Umkreis des Magenstiels herab, bei Rhopalonema sind sie als runde Säckchen in der Mitte der Schirmhöhle wahrzunehmen. Nur bei der letzteren Art wurde die Bildung der Ovarien auf Durchschnitten untersucht, wobei sich im feineren Bau mehrfache Beziehungen zu den Aeginiden erkennen liessen. Das kuglige Ovarium springt, wie der Durchschnitt (Taf. II, Fig. 8) zeigt, frei an der Unterfläche des Schirms (x) hervor, an welcher es nur mit einem schmalen Streifen befestigt ist. Der durch seine Mitte verlaufende und hier ampullenartig erweiterte Radialkanal (rr) wird von grossen, blasigen Entodermzellen (en) ausgekleidet, deren Kerne von etwas Protoplasma umgeben im peripheren Zellenende liegen. Das Entoderm wird nur durch eine sehr feine, wellig verlaufende Stützlamelle (s) vom Ektoderm getrennt, welches in verschiedener Weise an der unteren und an den seitlichen Flächen des Ovarium differenzirt ist; während es an der erstgenannten Stelle einzig und allein aus einer dünnen Lage platter Zellen besteht, ist es an den Seitenflächen bedeutend verdickt, so dass hier zwei Streifen entstehen, die wir als Ovariallamellen (gl) bezeichnen wollen. Diese zeigen dieselbe zellige Zusammensetzung wie bei den Aeginiden, indem kleine polygonale Keimzellen (k), die durch einen verhältnissmässig grossen Kern sich auszeichnen, in mehreren Lagen über einander liegen. Dazwischen sind auf fast jedem Schnitte vereinzelte Eier (o) von meist beträchtlicher Grösse anzutreffen; sie nehmen die ganze Dicke der Lamelle ein und bedingen ausserdem noch nach dem Epithel des Radialkanals zu hügelförmige Hervorragungen.

Geryoniden. Die Geschlechtsorgane der Geryoniden, der dritten Familie der Trachymedusen, sind auf ihren Bau von Haeckel[1]) und F. E. Schulze[2]) histologisch genauer untersucht und von ersterem in seiner Monographie von Carmarina und Glossocodon, von letzterem in einem Aufsatz:

1) Haeckel, Geryoniden l. c. pag. 99—101. 148—150.

2) F. E. Schulze, Ueber die Cuninenknospenähren im Magen von Geryonien. Mittheilungen des Naturw. Vereins für Steiermark. Jahrg. 1875. pag. 125.

„Ueber die Cuninen-Knospenähren im Magen von Geryonien“ beschrieben worden. Beide Forscher sind durch ihre Beobachtungen zu Resultaten geführt worden, die in sehr wesentlichen Punkten von einander abweichen. Nach Haeckel sind die Genitalblätter „nichts anderes als ganz flache, taschenartige Ausstülpungen der Radialkanäle. Letztere gehen, während sie an der Subumbrella herablaufen, mit offenem Lumen mitten durch die mit Geschlechtsprodukten erfüllten breiten Taschen hindurch, wie Blattrippen durch das Blatt.“ Die Spermatozoen sowohl als auch die Eier entwickeln sich allein in der untern, nach der Subumbrella zugekehrten Wand aus dem Epithel des Gastrovascularsystems, in der Weise, dass allein das Epithel des mitten durch das Blatt hindurchtretenden Kanals seinen ursprünglichen Charakter beibehält. Unter diesem unveränderten Epithel verläuft zugleich von radialen Muskeln begleitet der Radialnerv. Nach der Schirmhöhle zu werden die Eier nur von den circulären Muskelfasern und dem flachen Epithel der Subumbrella bedeckt und werden sie nach eingetretener Reife durch Bersten des dünnen Ueberzugs direct nach aussen entleert, was Haeckel bei verschiedenen Medusen hat beobachten können.

Zu einem entgegengesetzten Ergebniss, was die Genese der Eier anlangt, ist F. E. Schulze gelangt; er unterscheidet an der subumbrellaren Wandung des Genitalblattes vier differente Schichten, „1) das aus mehr oder minder hohen Cylinderzellen gebildete einschichtige Entoderm, 2) die an den meisten Stellen nur dünne glashelle Stützlamelle, eine directe Fortsetzung der Scheibengallertmasse, 3) eine Lage schmaler, an den beiden Enden spitz zulaufender, im Allgemeinen circulär gerichteter Muskelfasern und endlich 4) das Zellenlager des Ektoderms.“ Die Eizellen entstehen nun nicht im Entoderm, sondern wie Schulze „an senkrechten Durchschnitten der subumbrellaren Genitaltaschenwand auf das sicherste nachweisen konnte, sämmtlich in dem unteren äusseren Epithel der Subumbrella, welches durch die Muskelschicht und die hyaline Grenzschicht von dem cylindrischen Gastrovascularepithel vollkommen geschieden ist, also im Ektoderm.“ Ausserdem beschreibt noch F. E. Schulze eine sehr eigenthümliche Bildung an der schmalen bandförmigen Mittelzone der Genitalblätter; er findet nämlich hier unter dem radialen Längsmuskelband an Stelle „des benachbarten, Eier haltenden Epithelzellenlagers ein System von krausenartig vorspringenden Querwülsten, welche aus einer grossen Menge kleiner, ziemlich stark lichtbrechender kugeliger Elemente vom Aussehen fast reifer Spermatozoenzellen bestehen“. Er ist geneigt, den so beschaffenen Streifen als Hoden zu deuten und die zwei von ihm untersuchten Exemplare von Geryonia hexaphylla als Zwitter zu bezeichnen, indem er es dahin gestellt sein lässt, ob hier nur ein Ausnahmefall oder vielleicht eine normale Bildung vorliegt.

Unsere eigenen Untersuchungen erstrecken sich auf Carmarina hastata und Glossocodon mucronatum, zwei Arten, die von einander im Bau ihrer Geschlechtsorgane mehrfach abweichen.

Bei Carmarina, von welcher wir leider ebenso wie von Glossocodon nur weibliche Thiere zu untersuchen Gelegenheit hatten, sind sechs Geschlechtsorgane vorhanden, welche an der unteren Wand je eines taschenförmig erweiterten Radialkanals gelegen sind, in einiger Entfernung vom Ursprung des Magenstiels beginnen und fast bis zum Ringkanal herabsteigen. Sie besitzen beim erwachsenen Thier etwa die Gestalt von lanzetförmigen Blättern, liegen in einer Ebene mit der Innenfläche der Subumbrella und zerfallen dadurch, dass längs eines schmalen Mittelstreifens weder Eier noch Samenzellen entwickelt werden, in eine rechte und eine linke Hälfte, welche wie bei Rhopalonema als Ovariallamellen bezeichnet werden sollen (Taf. III, Fig. 16 gl). Im Mittelstreifen verläuft, wie bei mikroskopischer Untersuchung eines flach ausgebreiteten Stücks der Subumbrella und besonders schön an Osmium-Carminpräparaten wahrzunehmen ist, ein unpaarer radialer Muskelstrang (m); er beginnt in

der Nähe des Ringkanals, begleitet den Radialkanal in seiner ganzen Länge, und setzt sich mit ihm, wenn auch in geringerer Stärke, noch eine Strecke weit auf den Magenstiel fort. Auf seiner unteren Fläche wird der unpaare Radialmuskel von grossen, eigenthümlich beschaffenen Epithelzellen bedeckt, in denen F. E. Schulze eine Hodenanlage vor sich zu haben vermuthete (Taf. II, Fig. 1 f). Besondere Beachtung verdient bei der Untersuchung eines flächenhaft ausgebreiteten Präparates der Rand der Genitalblätter, da hier die Ringmuskulatur der Subumbrella plötzlich aufhört und mit einer gezackten Linie abschneidet (siehe Medusen Taf. V, Fig. 1).

An Querschnitten durch die untere Wand der Radialkanäle, in welcher sich die Geschlechtsproducte gebildet haben (Taf. II, Fig. 1, 2, 3), können wir nicht wie F. E. Schulze vier, sondern nur drei Schichten unterscheiden: 1) das Entoderm oder das subumbrellare Epithel des Radialkanals, 2) die Stützlamelle der Subumbrella, 3) das Ektoderm, von welchem das Genitalblatt gebildet wird. Die von Schulze als weitere Schicht noch aufgeführte Ringmuskellamelle kommt zwar sonst überall in der Subumbrella vor, fehlt aber an den Genitalblättern, wie bereits an Flächenansichten festgestellt werden konnte.

Das subumbrellare Epithel (en) des Radialkanals ist einschichtig und setzt sich aus grossen hohen Zellen zusammen, deren seitliche Grenzen an Durchschnitten schwer zu bestimmen sind. Die Entodermzellen zeigen nur an ihrem peripheren Ende eine dünne zusammenhängende Schicht von homogenem Protoplasma, sonst sind sie durch und durch von grossen blasigen Räumen durchsetzt, die nur durch dünne Protoplasmascheidewände von einander getrennt sind und sich gegenseitig polyedrisch abplatten. Der Kern liegt in der Mitte oder mehr nach der Peripherie im vacuolisirten Protoplasma. Im Bereich des Genitalblattes ist das Epithel nicht überall gleich hoch; sondern ist derartig vertheilt, dass es die bedeutendste Höhe in der Mitte einer jeden Genitallamelle in einem Bezirk erreicht, wo auch die Geschlechtsproducte stets am weitesten entwickelt sind; von hier wird es sowohl nach den beiden Rändern, als auch nach dem unpaaren Radialmuskel zu und über diesem selbst successive etwas niedriger.

Die an zweiter Stelle angeführte Schicht, die Stützlamelle (s) der Subumbrella ist auch im Bereich der Genitalblätter sehr deutlich ausgeprägt und bildet eine scharfe und leicht erkennbare Grenze zwischen den zum Entoderm und den zum Ektoderm gehörigen Theilen; auf dem Durchschnitt ist sie deutlich doppelt contourirt und erreicht eine Dicke von 2 μ; an Macerationspräparaten kann sie isolirt dargestellt werden, wenn man die ganze Subumbrella von der Schirmgallerte abzieht und mit einem Pinsel von ihr die Entoderm- und Ektodermzellen abstreift; da sie bei diesem Verfahren nicht einreisst, muss sie eine nicht geringe Festigkeit besitzen. Es geht hieraus hervor, dass die Stützlamelle nicht, wie F. E. Schulze meint, ein Theil der Schirmgallerte ist, sondern als eine besondere Lage von ihr unterschieden und den Basalmembranen unter Epithelschichten verglichen werden muss. Auch kann sie im ganzen Bereich der Subumbrella schon insofern in die Gallerte nicht übergehen, als sie von dieser durch ein feines Zellenhäutchen, wie später nachgewiesen werden wird, überall getrennt ist.

Die dritte Schicht des Querschnitts oder das Ektoderm ist sehr verschiedenartig differenzirt, wodurch die Eintheilung in drei Zonen, in den Mittelstreifen und die beiderseits von ihm gelegenen Genitallamellen bedingt ist. In der Ausdehnung des Mittelstreifens (Taf. II, Fig. 1) sieht man an Querschnitten durch Osmiumpräparate dicht unterhalb der Stützlamelle die durchschnittenen gebräunten glatten Fasern des Radialmuskels (m), welcher nach der Schirmhöhle zu von einer einfachen Schicht Epithelzellen (f) bedeckt wird. Diese sind grosse cubische Gebilde, deren periphere Enden als „papillenartige Erhebungen“ (F. E. Schulze) auf der Oberfläche des Mittelstreifens hervorspringen. Sie

tragen ihren Kern bald in der Mitte, bald mehr ihrer Basis genähert; ihr Zelleninhalt ist in sehr auffälliger Weise verändert, indem er aus kleinen polygonalen stark glänzenden Körperchen besteht, welche dicht zusammengedrängt den Nucleus umgeben. Diese Körperchen, welche bei Anwendung von Tinctionen völlig ungefärbt bleiben, sind es, welche bei F. E. Schulze den Eindruck von fast reifen Spermatozoenzellen erweckten und ihn veranlassten, im Mittelstreifen des Genitalblattes einen Hoden und im Gesammtbau der Geschlechtsorgane eine Zwitterbildung zu vermuthen. Die Untersuchung von jüngeren und älteren Thieren hat uns gelehrt, dass diese Vermuthung nicht zutrifft. Denn die als Spermatozoen gedeuteten Körperchen, welche den Inhalt von grossen cubischen Zellen bilden, finden sich bei jungen und alten Thieren vor und sind nie mit dünnen Fäden verbunden, wie sie sonst von den Kopftheilen der Spermatozoen bei den Medusen ausgehen. Auch mag hervorgehoben sein, dass die Epithelschicht des Mittelstreifens sich über die Genitalblätter hinaus noch weiter auf die Radialkanäle des Magenstiels bis zum Magen selbst verfolgen lässt und dass sie hier genau dieselbe Beschaffenheit darbietet. Ueber die Bedeutung der grossen Ektodermzellen mit ihren glänzenden Körperchen haben wir nichts sicheres ermitteln können. Wir haben daran gedacht, dass vielleicht ein excretorisches Epithel — eine Niere — vorliegen könnte. Die Lage der Zellen im Verlauf der Radialkanäle und ihre Vergesellschaftung mit den Generationsorganen könnte wohl für eine derartige Auffassung sprechen.

Die an den Mittelstreifen (m) angrenzenden Eierstockslamellen (Taf. III, Fig. 16 gl) zeigen bei Thieren, welche noch nicht auf der Höhe der Geschlechtsreife angelangt sind, Eier auf den verschiedensten Entwicklungsstadien. Die grösseren Eier finden sich im mittleren Bezirk einer jeden Lamelle, wo sie mit ihrer dorsalen Fläche der Stützmembran unmittelbar anliegen und diese nach dem Radialkanal zu der Art ausbuchten, dass kleine Grübchen zu ihrer Aufnahme entstehen (Taf. II, Fig. 2); nach der Schirmhöhle zu treten sie nicht frei zu Tage, sondern werden noch von einem dünnen Epithelhäutchen (d) überzogen, in welchem hie und da ein ovaler Kern auf dem Querschnitt zu sehen ist; sie gehören somit der subepithelialen Schicht an. In den zwischen ihnen gelegenen verdünnten Ektodermstrecken kommen kleinere Eier auf den verschiedensten Entwicklungsstadien zur Beobachtung; diese besitzen zum Theil schon einen grösseren Kern wie ein Keimbläschen, zum Theil aber sind sie nicht zu unterscheiden von kleinen subepithelialen Zellen, wie sie auch andern Orts anzutreffen sind und z. B. zur Bildung von Nesselzellen verwandt werden. Alle diese Eikeime ruhen unmittelbar und zwar in einfacher Schicht auf der Stützlamelle und werden nach der entgegengesetzten Seite zu wie die grossen Eier von dem feinen Epithelhäutchen (d) bedeckt. Letzteres hebt sich an Schnittpräparaten zuweilen von der subepithelialen Schicht eine Strecke weit ab, so dass es dann am besten zu erkennen ist (Taf. II, Fig. 5 d). Am Rand der Genitalblätter geht das derartig beschaffene Gewebe unmittelbar in die einfache Lage der Epithelmuskelzellen über.

Unter den von uns conservirten Exemplaren von Carmarina fanden sich auch solche vor, die trotz ihrer schon ganz ansehnlichen Grösse doch noch sehr unentwickelte Geschlechtsorgane besassen. Dies liess sich schon daran erkennen, dass die Geschlechtsblätter an Breite nur sehr wenig den centralen Abschnitt des Radialkanals übertrafen und fast gar nicht als gesonderte Organe von ihm abzugrenzen waren. Von einem derartigen Object ist ein Querschnitt, der die Entwicklungsgeschichte der Geschlechtsproducte weiter aufklärt, auf Taf. II, Fig. 3 abgebildet. Wie sofort zu sehen ist, sind auch hier die drei oben aufgezählten Schichten recht scharf von einander gesondert und zwar zeigt sich das Entoderm im Wesentlichen wie bei älteren Thieren beschaffen mit dem Unterschied, dass es in der ganzen Länge des Schnittes ziemlich gleichmässig hoch ist; die Stützlamelle ist deutlich doppelt con-

tourirt und frei von grubenförmigen Vertiefungen; das Ektoderm bietet den am meisten abweichenden Anblick dar, indem der Mittelstreifen wallartig über die untere Fläche des Schirms vorspringt, während die Genitallamellen viel weniger verdickt sind. Die Höhe des Mittelstreifens hängt von den Körnerzellen ab, welche den ziemlich starken Radialmuskel bedecken, an Grösse hinter den früher beschriebenen nur wenig nachstehen und bereits auch die eigenthümlichen glänzenden Körperchen obwohl nur in ihrem peripheren Theil ausgeschieden haben. Die noch unentwickelten dünnen Genitallamellen (Taf. II, Fig. 3) werden von kleinen grosskernigen Zellen gebildet, die in einfacher Schicht immer gruppenweise beisammenliegen und nach der Schirmhöhle zu einen Ueberzug von platten Epithelzellen besitzen. Ob aus den grosskernigen Zellen später Eier oder Spermatozoen hervorgehen, dafür bot sich bei der Untersuchung kein Merkmal dar, so dass wir an den beschriebenen Objecten noch einen indifferenten Zustand in der Ausbildung der Geschlechtsorgane annehmen müssen.

Von Carmarina weicht Glossocodon im feineren Bau der Geschlechtsorgane trotz der nahen Verwandtschaft in mehrfacher Hinsicht erheblich ab. An den in Vierzahl vorhandenen ovalen Geschlechtsblättern fehlt der bei Carmarina beschriebene Mittelstreifen mit den charakteristischen Körnerzellen und dem Radialmuskel; die Geschlechtsproducte stellen daher eine einzige in ihrer Mitte am meisten verdickte Lamelle dar. Von den drei verschiedenen Altersstadien, welche uns von den Eierstöcken zur Untersuchung vorlagen, zeigt ein Querschnitt vom jüngsten Stadium das subumbrellare Epithel des Radialkanals als eine einfache, überall gleich hohe Schicht von grossblasigen cubischen Zellen, deren Kern dem peripheren Zellende mehr genähert ist (Taf. II, Fig. 6). Unter dem Epithel verläuft eine zarte, glatt ausgebreitete Stützlamelle (s) und auf diese folgt nach der Schirmhöhle zu die ungetheilte Eierstockslamelle, die aus ein bis zwei Lagen kleiner subepithelialer Zellen besteht, von denen sich einzelne (o) durch ihren Kern schon als Eier auszeichnen. Der subepithelialen Schicht liegen auch hier wieder dünne platte Epithelzellen auf, die an ihrem ovalen, horizontal gestellten Kern leicht kenntlich sind.

Auf einem nächst älteren Entwicklungsstadium (Taf. II, Fig. 4) sind sowohl die blasigen Entodermzellen, als auch namentlich einzelne Eier beträchtlich gewachsen. Letztere haben sich nach dem Radialkanal zu vergrössert und die Stützlamelle ausgebuchtet, welche zu ihrer Aufnahme mit entsprechend tiefen Gruben bedeckt ist; hierbei verursachen sie aber trotz ihres stärkeren Wachsthums weder eine Hervorwölbung an der Oberfläche der Ovariallamelle, noch an dem subumbrellaren Epithel des Radialkanals. Es kommt dies einfach daher, dass die Entodermzellen über den vergrösserten Eiern sich abplatten, dagegen an andern Stellen noch an Höhe zunehmen und in dieser Weise alle Unebenheiten, die sonst entstehen müssten, durch ihr ungleiches Wachsthum wieder ausgleichen. Nur so erklärt es sich, dass trotz des ungleichen Wachsthums der einzelnen Eier die Dicke der Ovariallamelle, wenn man von einer nach den Rändern zu allmälich erfolgenden Verdünnung absieht, auf einem Querschnitt überall die gleiche bleibt.

Auf einem dritten, der Reife nahen Entwicklungsstadium endlich (Taf. II, Fig. 5) haben einzelne Eier an Volumen so zugenommen, dass sie fast die ganze Dicke eines Querschnitts für sich beanspruchen und dass sie von dem Radialkanal nur durch eine dünne Schicht abgeplatteter Entodermzellen geschieden werden. Die tiefen Thäler zwischen ihnen sind vollständig ausgeglichen durch eine Wucherung der blasig beschaffenen Entodermzellen, die gewissermaassen als Ausfüllungsmasse dienen. Ferner sind auf dem vorliegenden Querschnitt die mittelgrossen Eier von dem oberflächlichen Epithelhäutchen (d) durch noch kleinere jüngere Eikeime abgedrängt und fast vollständig in die blasige Entodermschicht eingebettet worden. Von diesen tiefgreifenden Veränderungen ist auch jetzt noch eine schmale

Randzone ausgenommen, in welcher sich nur jüngere Eizellen vorfinden, in welcher sich daher ein mehr ursprünglicher Zustand erhalten hat.

Wenn wir jetzt die bei jüngeren und älteren Thieren von Glossocodon beobachteten Thatsachen zusammenfassen, so erhalten wir das nicht unwichtige Ergebniss, dass je mehr die Geschlechtsproducte reifen, um so mehr die Ektoderm- und die Entodermschicht sich gegenseitig durchwachsen, dass hierbei dasjenige, was die Eier an Ausdehnung zunehmen, immer wieder durch eine Abflachung der Entodermschicht ausgegliehen wird, und dass in Folge dieser gegenseitigen Durchwachsung und Ausgleichung bei der Dickenzunahme des Ovarialblattes der Durchmesser überall der gleiche bleibt.

2. Die Geschlechtsorgane der Vesiculaten.

Aequorea Forskalea gehört zu den wenigen vesiculaten Medusen, bei denen die Zahl der Radialkanäle und mit derselben auch die Zahl der Geschlechtsorgane im Lauf des Wachsthums eine fortdauernde Zunahme erfährt. Bei den von uns untersuchten Exemplaren, die etwa einen Scheibendurchmesser von $^1/_2$ Fuss besassen und sich insgesammt als weibliche Thiere auf der Höhe der Geschlechtsreife auswiesen, mögen nach einer ungefähren Schätzung an hundert Radialkanäle vorhanden gewesen sein. In der unteren Wand derselben liegen die Geschlechtsproducte, indem sie 3 mm vom Ringkanal entfernt beginnen und etwa ebenso weit von der Stelle, wo sich die Radialkanäle in den weiten Magen öffnen, aufhören. In dieser Ausdehnung bildet die untere Wand eine 1—2 mm breite Falte, die von der Subumbrella in die Schirmhöhle schlaff herabhängt (vergl. den Querschnitt durch eine Anzahl Geschlechtsfalten auf Tafel III, Fig. 1). In ihr ist reichliches Pigment abgelagert, welches ihr ein grau violettes Colorit verleiht.

An Aequoreen, die in Alkohol conservirt sind, kann man die gesammte Subumbrella mit den ihr angehörenden Organen ohne grosse Mühe im Zusammenhang von der Gallertscheibe ablösen, die einzelnen Geschlechtsfalten ihrer ganzen Länge nach isoliren und platt ausbreiten. Ein auf diese Weise angefertigtes Präparat, von dem Figur 3 auf Tafel III den an den Ringkanal anstossenden Theil um das doppelte vergrössert darstellt, zeigt, dass die beiden dunkel pigmentirten Blätter der Falte (gl) durch einen helleren Streifen (m), welcher der Umschlagsstelle der Falte entspricht, von einander getrennt werden; wie eine mikroskopische Untersuchung lehrt, enthalten nur die dunkel pigmentirten Abschnitte Eizellen, während in dem hellen Streifen der schon bei der Muskulatur besprochene Strang von radialen Muskelfasern verläuft. Jede Geschlechtsfalte wird somit durch den Muskelstrang in zwei Hälften oder zwei Ovariallamellen zerlegt. Ferner vermissen wir die Eizellen zu beiden Seiten da, wo die Falte von der Subumbrella entspringt; auch hier verläuft daher ein schmaler Streifen, der heller erscheint und weniger pigmentirt ist.

Auf Querschnitten (Taf. III, Fig. 1) setzen sich die einzelnen Theile der Genitalfalte ebenfalls deutlich von einander ab; die beiden Ovariallamellen sind beträchtlich verdickt und werden sowohl von einander wie von dem angrenzenden Abschnitt der Subumbrella durch dünnere Partien getrennt. In allen diesen Theilen besteht die Genitalfalte aus 3 Schichten: 1) dem Ektoderm, 2) dem Entoderm, 3) der zwischen beide sich einschiebenden Stützlamelle.

In dem Abschnitt, der an die Subumbrella stösst und sich in das Epithel derselben continuirlich fortsetzt, ist das Ektoderm ein dünner unscheinbarer Ueberzug (Taf. II, Fig. 22 A und B, d). Die einzelnen Epithelzellen, die es zusammensetzen, sind niedrig, enthalten kleine 4 μ messende Kerne

mit einem kornartigen Kernkörperchen und spärliche Pigmentkörnchen. Die Grenzen der Zellen liessen sich an den von uns untersuchten Präparaten nicht erkennen.

Unter dem Epithel liegen zahlreiche subepitheliale Zellen, rundliche Körperchen, die der Hauptsache nach aus dem Kern bestehen und nur eine dünne Rindenschicht von Protoplasma besitzen (Taf. II, Fig. 20 und 21). Im Kern findet sich ein hellglänzender Nucleolus, der an Präparaten, die mit Osmiumsäure behandelt sind, besonders deutlich hervortritt. Die Zellen grenzen unmittelbar an die unter ihnen liegende Stützlamelle und sind von der Körperoberfläche durch das Epithel ausgeschlossen; sie werden um so zahlreicher, je mehr wir uns der Ovariallamelle nähern und bilden hierbei kleine Haufen, die das Epithel hervorbuchten (Fig. 19). Einzelne von ihnen (o) zeichnen sich durch ihre Grösse vor den übrigen aus; da die Grössenzunahme besonders auf Rechnung des Kernes kommt, so gewinnt derselbe schon eine gewisse Aehnlichkeit mit dem Keimbläschen der Eizelle, um so mehr als auch das Kernkörperchen ansehnlicher geworden ist.

In den Ovariallamellen enthält das Ektoderm zahlreiche Eizellen von der verschiedensten Grösse (Fig. 22 C, o). Die grössten derselben besitzen einen Durchmesser von 130 μ, ein grosses Keimbläschen mit einem 10 μ messenden Keimfleck. Von ihnen ausgehend kann man alle Grössenabstufungen bis zu Zellen herab verfolgen, die sich von den gewöhnlichen subepithelialen Zellen nicht unterscheiden lassen. Dies Verhältniss lässt sich am schönsten an einfachen Flächenbildern studiren, aber auch Querschnitte zeigen meist auf demselben Schnitt getroffen die mannichfachsten Uebergangsformen. In der Dicke des Ektoderms findet sich gewöhnlich nur eine Eizelle; so lange dieselbe klein ist, bedingt sie eine nur unbedeutende Hervorwölbung des Ektoderms, mittelgrosse Eier, die meistens von ovaler Form sind, dagegen verursachen einen beträchtlich nach aussen hervortretenden Vorsprung, während die grössten, der Reife nahe stehenden in gleicher Weise in das Gastrovascularsystem hineinragen. Zwischen die Eizellen sind die kleineren subepithelialen Zellen (u) eingestreut; ihre Haufen füllen namentlich die kleinen Zwischenräume zwischen den ziemlich dicht bei einander liegenden Eizellen aus.

Die geschilderten Theile sind überall auf ihrer äusseren Fläche von einer Epithelschicht (d) überzogen, welche stark pigmentirt und Sitz der für die Ovariallamellen charakteristischen grau violetten Färbung ist. Die einzelnen Epithelzellen sind eng mit einander verbunden und erzeugen eine scheinbar continuirliche Schicht mit zahlreichen kleinen Kernen, die jedoch auf Querschnitten meist vom Pigment verdeckt werden. Das Pigmentepithel schickt Fortsätze zwischen die Eizellen und scheidet sie in dieser Weise von oben und seitlich ein. Auf dünnen Querschnitten löst es sich gern im Zusammenhang als ein dünner Streifen vom unterliegenden Gewebe ab; ebenso kann es an Macerationspräparaten auf grössere Strecken hin abgezogen werden. Die zarten Lamellen, die man so erhält, eignen sich vortrefflich zum Studium; das Pigment besitzt in ihnen eine netzförmige Anordnung; die Kerne treten an gut gefärbten Präparaten deutlich hervor. Dass zwischen dem Pigmentepithel einerseits und dem darunter liegenden Gewebe namentlich den Eizellen andererseits nur ein lockerer Zusammenhang besteht, äussert sich abgesehen von den hervorgehobenen Verhältnissen auch noch darin, dass die Eizellen auf dünnen Schnitten sehr leicht herausfallen.

Von der Stelle an, wo die Ovariallamelle aufhört und der Zwischenstreifen beginnt, der die Geschlechtsfalte in zwei Theile zerlegt, nimmt das Ektoderm wieder die zuerst beschriebene Beschaffenheit an (Taf. II, Fig. 22 D). Das Epithel wird pigmentärmer, die subepithelialen Zellen werden kleiner; letztere hören in der Nähe der Mittellinie so gut wie ganz auf. Dagegen bemerken wir auf Durchschnitten zwischen dem Epithel und der Stützlamelle eine Reihe hellglänzender kleinster Kreise,

die Querschnittsbilder der Muskelfibrillen (m), die am freien Rand der Genitalfalte einen ansehnlichen Strang bilden.

In dem Ektoderm der Genitallamellen finden sich, hier und da zerstreut, umschriebene Stellen, die mit Flimmerhaaren bedeckt sind; über ihre Verbreitungsweise können wir keine genaueren Angaben machen, da wir auf ihr Vorkommen erst an dem in Reagentien conservirten Material, welches keine genauere Untersuchung zulässt, aufmerksam geworden sind. Nesselzellen haben wir auf keinem unserer Schnitte wahrgenommen.

Während das Ektoderm in den einzelnen Partien der Genitalfalten sich sehr verschieden verhält, besteht das Entoderm (en) überall aus kleinen Zellen, die mit kleinen Kernen versehen eine einschichtige Lage zusammensetzen. Im Bereich der Ovariallamellen sind die Zellen durchschnittlich etwas grösser als im Zwischenstreifen und in den an die Subumbrella grenzenden Theilen; auch ist ihr Protoplasma hier meist von kleinen Vacuolen durchsetzt und ab und zu erhebt sich die eine oder die andere mit einem kolbenförmig verdickten Ende über die Oberfläche der übrigen in den Binnenraum des Radialkanals hinein. Auf ihrem freien Ende tragen sie die eigenthümlichen dicken Geisseln, die für die Zellen des Gastrovascularsystems bei Aequorea charakteristisch sind. Die beschriebene kleinzellige Beschaffenheit des Entoderms hat insofern etwas auffälliges, als das Epithel des Gastrovascularsystems an anderen Orten, wenn es sich mit dem Ektoderm berührt, resp. von ihm nur durch die Stützlamelle getrennt wird, von grossen blasigen Cylinderzellen gebildet wird.

Die zwischen dem Entoderm und dem Ektoderm gelegene Stützlamelle ist am deutlichsten und am dicksten da, wo die Genitalfalte am dünnsten ist, somit einmal unter dem radialen Muskelstrang und zweitens in der Nähe der Subumbrella. Indessen auch in der dazwischen liegenden Strecke ist sie nicht zu übersehen und namentlich auf dickeren Schnitten überall ohne Mühe wahrnehmbar. Auf dünnen Schnitten bekommt man sie nicht selten isolirt, indem sich das Entoderm von der einen und das Ektoderm von der anderen Seite abhebt. Da wo grössere Eizellen nach dem Lumen des Gastrovascularsystems vorspringen, wird natürlich auch die Stützlamelle vorgebuchtet, ohne indessen dabei durchbrochen zu werden.

Mitrocoma, Octorchis, Obelia. — Während bei Aequorea an der unteren Fläche des Schirms sehr zahlreiche Radialkanäle und dem entsprechend auch zahlreiche Geschlechtsorgane liegen, sind bei den meisten anderen Familien der Vesiculaten die genannten Theile auf die Zahl vier reducirt. Unsere Beobachtungen beschränken sich auf Mitrocoma Annae, Octorchis Gegenbauri und Obelia.

Die vier Geschlechtsorgane von Mitrocoma beginnen in der Nähe des Magens und reichen bis dicht an den Ringkanal heran, sie springen als Falten in die Schirmhöhle vor, an deren Wand sie nur längs eines schmalen Streifens befestigt sind (Taf. I, Fig. 3). Da an ihrem freien Rande niemals Geschlechtsproducte zur Entwicklung kommen, zerfallen sie, wie bei Aequorea, in zwei symmetrische Lamellen, zwischen welchen der hier sackartig erweiterte Radialkanal seinen Weg nimmt.

An jeder Genitallamelle sind beim männlichen Thiere, das wir zunächst betrachten wollen, auf dem Querschnitt deutlich drei Schichten, eine Entoderm- und eine Ektodermschicht und zwischen beiden eine Stützlamelle zu unterscheiden (Taf. I, Fig. 3 rechte Hälfte u. Fig. 5). Das Entoderm (en) ist eine Lage hoher Zellen, die im ganzen Bereich der Aussackung des Radialkanals die gleiche Beschaffenheit besitzen und nur an der schmalen dorsalen Wand, wo sie unmittelbar die Gallerte (x) bekleiden, ein wenig niedriger werden. Der Kern liegt am peripheren protoplasmahaltigen Ende der Zelle, während der basale Theil eine grosse Vacuole enthält. Die Stützlamelle, obwohl von zarter Beschaffenheit,

erscheint an feinen Querschnitten als doppeltcontourirter Streifen. Das Ektoderm endlich, in welchem wir wieder die am verschiedenartigsten differenzirte Schicht vor uns haben, ist am Rand der Genitalfalten, wo sich keine Geschlechtsproducte entwickeln, einschichtig und mit kleinen Nesselkapseln (n) durchsetzt. Unter der Lage cubischer flimmender Zellen sind auch hier auf der Aussenfläche der Stützlamelle die Querschnitte von einschichtig neben einander angeordneten Fasern (m) zu sehen, die wohl in ähnlicher Weise wie bei andern Medusen auf einen Radialmuskel zu beziehen sind. Im Bereiche der Hodenlamellen dagegen ist das Ektoderm erheblich verdickt und wird von einer kleinzelligen Masse gebildet, in welcher sich zwei Schichten unterscheiden lassen (Taf. I, Fig. 5). Die tiefere, der Stützlamelle zugekehrte Schicht (q) besteht aus kleinen, dicht an einander gepressten Zellen mit runden bläschenförmigen Kernen; die zweite oberflächliche Schicht (p) kann von der tieferen nicht scharf abgegrenzt werden und enthält dicht bei einander noch kleinere solide, stark glänzende Kernchen, die an Grösse den Köpfen von Spermatozoen entsprechen und von uns auch dafür gehalten werden. Nach aussen wird die kleinzellige Hodenmasse von einem feinen, stark abgeplatteten Epithelhäutchen überzogen, das an Querschnitten zuweilen auf eine Strecke weit abgehoben ist; ferner wird sie noch von fasrigen, in Osmiumsäure gelblich gefärbten Streifen (b) durchsetzt, die senkrecht zur Stützlamelle von dieser bis zur Cuticula dringen und parallel angeordnet in kurzen Abständen von einander verlaufen. Wir erblicken in ihnen, wie in den bei den Aeginiden beschriebenen fasrigen Theilen, die wir alsbald auch noch von einer Oceania kennen lernen werden, metamorphosirte epitheliale Stützzellen, die dem subepithelialen Gewebe einen festeren Zusammenhalt verleihen.

Bei der Untersuchung der weiblichen Geschlechtsorgane war an Querschnitten keine Stützlamelle nachzuweisen; es schwindet daher hier die scharfe Grenze zwischen Ektoderm und Entoderm. Das letztere (Taf. I, Fig. 3 [linke Hälfte] en) ist in eigenthümlicher Weise modificirt. Nach dem Radialkanal zu sind die Geissel tragenden Entodermzellen aus Protoplasma gebildet, in welchem sich der Kern und kleine Vacuolen vorfinden; an diese protoplasmatische kernhaltige Randzone des Entoderms schliessen sich nach dem Ektoderm zu grosse, durch dünne Scheidewände getrennte Vacuolen an und stellen eine zweite Zone dar, in welcher keine Zellgrenzen mehr zu unterscheiden sind. In diese sind die Eier zum Theil eingebettet; die grössten liegen in grubenförmigen Vertiefungen und dringen so weit gegen den Radialkanal vor, dass sie von dem Lumen desselben nur noch durch die dünne, protoplasmatische Randzone des Entoderms getrennt werden. An der Oberfläche der Ovariallamellen erkennt man auf dem Querschnitt eine Lage cubisch gestalteter Ektodermzellen, die mit Geisselhaaren bedeckt sind. Unmittelbar unter ihnen liegen namentlich an den Rändern der Ovariallamellen kleine Eizellen theils isolirt, theils in grösserer Anzahl. Ausserdem kommen solche auch vereinzelt an der unteren Seite mittelgrosser Eier vor, denen sie sich dicht anschmiegen, und sind sie in diesem Fall fast überall vom blasigen Entodermgewebe umgeben.

Wie aus unsrer Darstellung hervorgeht, lässt sich an älteren Thieren von Mitrocoma, wenn man die Untersuchung auf sie beschränken würde, keine Entscheidung darüber fällen, ob die Eier aus Entoderm- oder Ektodermzellen ihren Ursprung genommen haben. Wenn man indessen diese Befunde mit den bei Trachymedusen und bei Aequorea erhaltenen Ergebnissen vergleicht, dann wird es auch hier nicht mehr zweifelhaft erscheinen, dass die Eier sich aus subepithelialen Zellen entwickeln und dass in Folge ihrer Grössenzunahme bei Mitrocoma ein ähnlicher Durchwachsungsprocess der zwei Zellenschichten Platz greift, wie er sich bei Liriope im Einzelnen hat verfolgen lassen.

Bei Octorchis sind die Geschlechtsorgane an zwei Stellen im Verlaufe eines jeden der vier Radialkanäle entwickelt, so dass, wie der Name besagt, im Ganzen acht vorhanden sind; von diesen

sind vier in der Mitte des Magenstiels und vier an der Unterseite des Schirms angebracht; die ersteren sind kleiner und spindelförmig, die letzteren länger und cylindrisch beschaffen. An dem einzigen von uns untersuchten Exemplar, einem Weibchen, dessen Geschlechtsproducte schon der Reife nahe standen, springen die Ovarien als Wülste oder Falten über die Oberfläche des Magenstiels und des Schirms hervor, an deren Gallerte sie nur längs eines schmalen Streifens angeheftet sind (Taf. II, Fig. 11). In ihrem Innern verläuft in Form eines schmalen Spaltes der Radialkanal, der hier von cubischen flimmernden Entodermzellen begrenzt wird. Die Trennung in zwei Ovariallamellen ist nur wenig ausgesprochen, indem beide fast unmittelbar in einander übergehen. An die Duplicität der Anlage wird man nur dadurch erinnert, dass am freien Rand der Falte die kleinsten Eikeime liegen, wodurch eine weniger verdickte intermediäre Zone entsteht.

Die Ovariallamellen zeigen eine Zusammensetzung aus zwei Schichten, aus einer oberflächlichen Lage cubischer flimmernder Epithelzellen und aus einer subepithelialen Lage von Eizellen, die bei vorliegendem Objecte schon weit entwickelt waren und seitlich sich unmittelbar berührten und platt-drückten. Weder nach dem Entoderm- noch nach dem Ektodermepithel zu scheinen die Eier durch eine Stützlamelle abgegrenzt zu sein, so dass an einem derartigen Präparat ihre Zugehörigkeit zu einer der beiden Epithelschichten nicht bestimmbar ist. Wenn auf einem Schnitte zwei neben einander liegende Eier herausfallen, so wird eine dünne Haut sichtbar, welche zwischen ihnen eine Scheidewand bildet und sich mit dem inneren und äusseren Epithel in Verbindung setzt.

Die Geschlechtsorgane von Obelia, der dritten von uns untersuchten Vesiculate, liegen an den Radialkanälen nach dem Schirmrand zu als vier kleine Säckchen, die in den Hohlraum der Schwimmglocke hervorspringen. Schnitte wurden nicht angefertigt, doch konnte bei Untersuchung junger Individuen auf dem optischen Durchschnitte festgestellt werden, dass die Geschlechtsproducte, nach dem Lumen des Radialkanals zu von einer Schicht platter flimmernder Entodermzellen überzogen werden.

3. Die Geschlechtsorgane der Ocellaten.

Im Unterschied zu den bisher betrachteten Abtheilungen der Medusen sind die Geschlechtsorgane bei den Ocellaten nicht an den Radialkanälen, sondern an dem in die Schirmhöhle herabhängenden Magen gelagert, und ist hierin eines der am meisten durchgreifenden und systematisch wichtigsten Merkmale gegeben, was auch bereits Gegenbaur[1]) in seinem System der Medusen besonders in den Vordergrund gestellt hat, wenn er in seiner diagnostischen Tabelle von den Oceaniden (Ocellaten) bemerkt: „Geschlechtsorgane am Magen, Ocelli an der Tentakelbasis.“ Ueber den feineren Bau dieser Geschlechtsorgane handelt am eingehendsten F. E. Schulze[2]) in seiner sorgfältigen Untersuchung über Syncoryne Sarsii und der dazu gehörigen Meduse, Sarsia tubulosa. Bei Sarsia hängt der Magen als ein langer dünner Schlauch sogar noch aus der Oeffnung der Schwimmglocke heraus. An dem mittleren, etwa $^4/_5$ der ganzen Länge einnehmenden Haupttheil des Magens beschreibt F. E. Schulze bei jungen, noch nicht geschlechtlich entwickelten Quallen als Bestandtheile des Ektoderms „ein mässig hohes Zellenlager, dessen obere Elemente eine platte polyedrische Grenzfläche haben, während die tiefer gelegenen unregelmässig rundlich sind“ und zum Theil durch die Grösse des Kernkörperchens auffallen. In dieser letzteren Schicht, unserem subepithelialen Gewebe, erblickt er die Bildungsstätte der Keimproducte, indem er bei den männlichen Quallen die Spermatozoen, bei den weiblichen die Eier aus den rundlichen Zellen mit grossen Kernkörperchen hervorgehen lässt. Die reifen Geschlechtsproducte,

1) Gegenbaur, Versuch eines Systems der Medusen. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. 8. 1857. pag. 218.

2) F. E. Schulze, Ueber den Bau von Syncoryne Sarsii etc. Leipzig 1873. pag. 25—26.

zwischen denen zerstreut einzelne grössere körnige Zellen und hier und dort eine Nesselkapsel liegen, findet er nach aussen noch von einer Grenzlage platter Deckzellen überzogen und vermuthet er, dass bei der schliesslichen Reife diese Schicht einfach durchbrochen werde. Zu dem von F. E. Schulze gewonnenen Resultat, dass die beiderlei Geschlechtsproducte sich aus dem Ektoderm anlegen, haben auch unsere Untersuchungen geführt, welche wir an Oceania conica und Lizzia Koellikeri angestellt haben[1]).

Oceania. Bei Oceania hängt der Magen wie ein Sack etwa bis in die Mitte der Schwimmglocke herab und verlängert sich an der weiten Mundöffnung in vier auf ihrer Innenseite rinnenförmig ausgehöhlte Zipfel, deren Ränder krausenartig gefaltet und mit Nesselknöpfen besetzt sind (Taf. III, Fig. 5). Wenn der Magen contrahirt ist, so springen an seiner Oberfläche vier starke Falten hervor, die von der Einmündungsstelle der Radialkanäle zu den Mundzipfeln verlaufen. An der Innenfläche führen dementsprechend vier Rinnen von den Mundzipfeln bis in die Radialkanäle hinein (Taf. III, Fig. 7 rr). Die Magenwand zwischen den vier vorspringenden Falten wird von den vier ovalen Geschlechtsorganen eingenommen (Taf. III, Fig. 4 g, Fig. 7 g). Sehr schön zeigen sich diese Verhältnisse an Osmiumpräparaten, in denen sich die Eier und Spermatozoen bräunen, während die Magenfalten ziemlich durchsichtig bleiben; eine weitere Bestätigung finden sie an Querschnitten, die senkrecht zur Längsaxe durch den Magen geführt sind (Taf. III, Fig. 4).

An den männlichen Geschlechtsorganen, auf deren histologischen Bau wir bei Oceania allein näher eingehen wollen, sind dieselben drei Schichten wie auch sonst aufzuführen; von diesen erreicht das Entoderm (Taf. I, Fig. 8 en) eine ganz bedeutende Dicke, indem es im Bereich der Hoden 60 μ misst. Es besteht aus langen derbwandigen Zellen, deren peripheres Ende buckelförmig über die Oberfläche vorspringt, Protoplasma mit zahlreichen Fettkörnchen und anderen Einschlüssen, sowie eine oder mehrere runde kleine Nuclei enthält und eine lange Geissel trägt, während der grössere centrale Abschnitt der Zellen mit einem hellen Safte erfüllt ist, in welchem hie und da Fettkörnchen schwimmen. Im Bereich der Magenfalten nimmt das Entoderm noch beträchtlich an Höhe zu und gewinnt, indem es seine Beschaffenheit etwas verändert, ein völlig pflanzenzellähnliches Aussehen. Die Zellen verlieren ihren Protoplasmagehalt bis auf geringe Spuren, in welchen dann die Kerne eingebettet sind; sie stellen grosse derbwandige, mit Flüssigkeit erfüllte Räume dar, die auf Querschnitten ein unregelmässig geformtes Maschenwerk bilden. Einschlüsse fehlen mehr oder minder vollständig.

Die unter dem Entoderm befindliche Stützlamelle (Taf. I, Fig. 8 s) ist im Bereich des Hodens dünn und nur als ein doppelt contourirter feiner Streifen an Schnittpräparaten wahrzunehmen; am Uebergang in die Magenfalten wird sie dicker und erreicht hier den beträchtlichen Durchmesser von 7,6 μ. Das Ektoderm setzt sich an den Magenfalten aus zwei Lagen zusammen, erstens aus einer Lage polygonaler Epithelzellen und zweitens aus einer darunter befindlichen Schicht von Muskelfasern, die an unseren Abbildungen auf dem Querschnitte sichtbar sind und der Aussenfläche der Stützlamelle fest anhaften (Taf. I, Fig. 8 m; Taf. III, Fig. 4 m). Zwischen den Magenfalten verdickt sich das Ektoderm bedeutend und bildet vier ovale Hodenlamellen, die bei unseren Exemplaren der Reife nahe waren (Taf. III, Fig. 4 u. 7 g). An diesen konnten drei verschiedene Gewebszonen unterschieden werden, die von innen nach aussen in folgender Weise angeordnet sind (Taf. I, Fig. 4): 1) eine Lage kleiner Zellen (q), die dicht gedrängt zusammenliegen und fast ausschliesslich aus den rundlichen

1) Das Beobachtungsmaterial erhielten wir durch die freundliche Vermittlung des Herrn Dr. Paul Mayer aus dem Institut des Herrn Dr. A. Dohrn in Neapel und nehmen wir die Gelegenheit wahr, beiden Herrn unseren Dank auszudrücken.

Kernen bestehen; 2) eine Lage reifer Spermatozoen (p), die einen kleinen kernhaltigen Kopftheil und einen langen feinen Faden zeigen und immer zu Bündeln vereint sind; 3) eine einfache Lage von Epitheldeckzellen (d), welche die beiden erstgenannten subepithelialen Schichten überziehen. Die Deckzellen sind von Cylindergestalt und zerfallen in einen peripheren und einen basalen Abschnitt; der erstere enthält allein feinkörniges Protoplasma mit dem runden Kern und hat nach der freien Fläche eine feine Cuticula (c) abgeschieden, der basale Abschnitt dagegen wird von einer grossen Vacuole eingenommen, die von derben Zellwänden begrenzt wird. Es entsteht so eine schmale vacuolige Zone, unter welcher dann gleich die Bündel der reifen Spermatozoen lagern. An ihrer Basis verlängern sich die Deckepithelzellen endlich noch in feine Fasern (b), welche zuerst die Schicht der reifen Spermatozoen, alsdann die Schicht ihrer Bildungszellen senkrecht durchsetzen, bis sie auf die Stützlamelle stossen, wo sie verbreitert enden. Durch diese Epithelstützfasern — denn als die Umbildungsproducte von Epithelzellen müssen wir sie ja betrachten — wird das Hodenparenchym auf dem Querschnitt in einzelne Fächer untergetheilt. Am Rand des Hodens liegen ringsum mehrere Reihen von eigenthümlich gestalteten, grossen Zellen, die sich durch ein trübkörniges Protoplasma auszeichnen; sie werden ebenfalls vom Epithel bedeckt und von den Ausläufern desselben umscheidet. Wahrscheinlich sind es Elemente, die durch successive Theilungen das Spermatozoengewebe bilden und die daher auf den Namen von Spermatozoenmutterzellen ein Anrecht haben (Taf. I, Fig. 8 q[1]).

Lizzia. Bei Lizzia Koellikeri ist der carminoisinroth gefärbte Magen weniger in die Länge gezogen und breiter als bei Oceania, er ist seiner ganzen Ausdehnung nach mit vier Aussackungen versehen, welche in der Verlängerung der vier Radialkanäle liegen und dem Magen im contrahirten Zustand, wenn man ihn von oben oder unten betrachtet, die Form eines Kreuzes verleihen (Taf. III, Fig. 6). Den vier Aussackungen entsprechend ist die Mundöffnung in vier Fortsätze ausgezogen, von denen je ein stark verästeltes Büschel von Mundtentakeln entspringt. An den vier Aussackungen sind die vier Geschlechtsorgane entwickelt, die demnach in der Verlängerung der Radialkanäle angebracht sind; sie zeigen, wie schon Gegenbaur bemerkt, „eine hoch entwickelte äussere Form, wodurch sie sich von den viel einfacheren Bildungen der gleichen Organe nahe verwandter Medusen unterscheiden.“ Ein jedes der vier Geschlechtsorgane besitzt die Gestalt eines Blattes und wird durch einen medianen und der Längsaxe des Magens parallel gerichteten Streifen, der der Blattrippe entsprechen würde, in zwei symmetrische Hälften, in die Genitallamellen, zerlegt. Jede Lamelle ist wieder der Quere nach gefaltet, wodurch an den Rändern Einkerbungen und auf der Fläche Furchen erzeugt werden, die von den Einkerbungen quer nach dem medianen Streifen verlaufen. So kommt eine Bildung zu Stande, die man mit Gegenbaur einem Eichenblatt vergleichen kann. Die einzelnen Furchen sind verhältnissmässig recht tief, wovon man am besten sich an Querschnitten überzeugt (Taf. III, Fig. 2).

Bei der Untersuchung des feineren Baues, die an Querschnitten angestellt wurde, kann im Bereich der Magenwandung überall als Scheidewand zwischen Ektoderm und Entoderm eine feine Stützlamelle deutlich wahrgenommen werden. Die ihr nach einwärts aufsitzenden Entodermzellen sind fast durchweg gleichmässig 20 μ hoch, enthalten an ihrer Basis grosse Flüssigkeitsräume und im peripheren Theil Protoplasma mit dem runden Nucleus (Taf. I, Fig. 12 en u. Fig. 2 en). Interradial und nach der Mundöffnung zu bildet das Entoderm kleine, in den Magenraum vorspringende Zotten, durch welche die resorbirende und secretorische Oberfläche des Magens vergrössert wird (Taf. III, Fig. 2).

Das Ektoderm besteht zwischen den Geschlechtsorganen oder, was dasselbe ist, zwischen den Aussackungen und ferner im Bereich des oben als Blattrippe beschriebenen Mittelstreifens aus kleinen

Zellen mit Nesselkapseln. Unter diesen verlaufen am Mittelstreifen noch longitudinale Muskelfasern, die der Stützlamelle dicht angefügt sind. An den Geschlechtsorganen ist das Ektoderm um ein mehrfaches verdickt. Das Hodengewebe gewährt denselben Anblick wie bei Oceania mit dem Unterschiede, dass die hohe und mit Vacuolen reichlich versehene Deckzellenschicht hier durch ganz dünne abgeplattete Zellen ersetzt ist. Die Eierstockslamellen sind ähnlich gebildet, wie es F. E. Schulze von Sarsia tubulosa beschrieben hat (Taf. I, Fig. 12). Nach aussen von der Stützlamelle finden sich dicht gedrängt bei einander theils grosse, ziemlich reife Eier, theils jüngere Keime zwischen ihnen. Die grossen Eier nehmen die ganze Dicke des Ektoderms ein und grenzen einerseits unmittelbar an die glatt unter ihnen hinziehende Stützlamelle an, andererseits reichen sie fast bis zur freien Oberfläche, von welcher sie nur durch einen dünnen Ueberzug von Epitheldeckzellen getrennt werden. Von diesem Ueberzug erstrecken sich zwischen die an einander gedrängten Eier dünne Scheidewände hinein, die wohl aus abgeplatteten Stützzellen des Ektoderms zusammengesetzt sind. Die kleineren Eikeime sind bald der Stützlamelle, bald der Oberfläche der Ovariallamellen genähert. Zwischen ihnen findet sich hie und da ein kleinzelliges, die Dicke des Ektoderms vervollständigendes Gewebe, in welches auch Nesselkapseln mehr oder minder zahlreich eingestreut sind. Während die grossen Eier mehr in der Tiefe der Falten liegen, trifft man auf der Höhe derselben zuweilen nur sehr kleine Keime an (Taf. I, Fig. 2). Das Ektoderm, welches meist auch noch Nesselzellen enthält, ist dann an derartigen Stellen, die man als Wachsthumszonen bezeichnen kann, verhältnissmässig verdünnt.

Beurtheilung der Beobachtungen.

Die vorstehenden Untersuchungen haben einen in den Grundzügen übereinstimmenden Typus in der Bildungsweise der Geschlechtsorgane bei zahlreichen Arten aus den verschiedensten Abtheilungen der craspedoten Medusen ergeben. Wir stellen zum Schluss die Punkte zusammen, in denen sich diese Uebereinstimmung äussert und besprechen zuerst die topographischen und dann die histologischen Verhältnisse.

Bei allen Medusen entstehen die Ei- und Samenzellen in den subumbrellaren Wandungen des Gastrovascularsystems. Am weitesten verbreitet sind sie bei den Aeginiden, bei denen man kaum von Geschlechtsorganen reden kann, da die gesammte untere Fläche des Magens und der Magentaschen ein einziges zusammenhängendes Organ darstellt. Bei den übrigen Trachymedusen und allen Vesiculaten hat sich die Fähigkeit, Geschlechtsproducte zu entwickeln, auf die Radialkanäle beschränkt. Hier findet eine reichliche Zellenwucherung entweder nur an einer umschriebenen Stelle oder fast in der ganzen Ausdehnung der Radialkanäle Statt. Da in Folge der Zellenwucherung die untere Wand des Kanals eine Vergrösserung erfährt, muss sie sich entweder wie bei den Geryoniden blattartig ausdehnen, wobei das Kanallumen sich in querer Richtung erweitert, oder sie muss sich falten und in den Raum der Schwimmglocke hervorspringen; in letzterem Falle, der für alle Vesiculaten und unter den Trachymedusen für die Trachynemiden gilt, wird der Radialkanal bruchsackartig nach abwärts hervorgewölbt.

Bei vielen Medusen verläuft in der unteren Wand des Radialkanals ein ebenfalls radial gerichteter Strang glatter Muskeln. Dieser Muskelstrang, welcher am schönsten bei Carmarina (Taf. III, Fig. 16 m) zu sehen ist und ausserdem von uns bei Aequorea (Taf. III, Fig. 3 m) und Mitrocoma (Taf. I, Fig. 3 m) beobachtet wurde, theilt die blatt- oder faltenförmigen Geschlechtsorgane in symmetrische Hälften, die zwei Geschlechtslamellen (gl).

Diese Verhältnisse leiten über zu der Anordnung der Geschlechtsorgane bei den Ocellaten, bei denen sie bekanntlich durchweg in den Wandungen des Magens entstehen, wenn sie sich auch nach den einzelnen Arten sehr wesentlich im Bau unterscheiden. Bei Lizzia (Taf. III, Fig. 2) sind sie in Vierzahl vorhanden und liegen in der Verlängerung der Radialkanäle. Sie werden ebenfalls durch Muskelstränge (m), die von der Basis des Magens aus an die vier Mundarme herantreten und somit in das System der radialen Muskeln gehören, halbirt. Die hierdurch erzeugten acht Geschlechtslamellen (gl), die im vorliegenden Fall mannigfach gefaltet sind, entsprechen in ihren Lagebeziehungen zu den Muskelsträngen den Geschlechtslamellen der Vesiculaten, unterscheiden sich von ihnen dagegen dadurch, dass sie gleichsam von der Schirmfläche auf den Magen verlagert sind.

Die andere von uns untersuchte Ocellate, Oceania conica (Taf. III, Fig. 4. 5. 7) besitzt vier dem Interradius angehörende Geschlechtsorgane, die durch breite Zwischenräume, in denen die Radialmuskeln (m) verlaufen, von einander getrennt werden. Wenn wir diese Anordnung mit der bei Lizzia bestehenden vergleichen, so entspricht offenbar ein jedes interradiales Geschlechtsorgan von Oceania den zwei einander zugewandten Geschlechtslamellen benachbarter Geschlechtsorgane von Lizzia. Die letztgenannte Meduse kann daher als eine vermittelnde Form zwischen den Typen, wie sie einerseits bei Oceania, andererseits bei den Vesiculaten ausgebildet sind, angesehen werden.

Wie man aus dieser Zusammenstellung entnehmen kann, ist bei den Ocellaten und bei den übrigen Craspedoten, den Trachymedusen und Vesiculaten, in der Bildung der Geschlechtsorgane kein principieller Unterschied, wie ihn Allman annimmt, vorhanden. Nach der Ansicht des englischen Forschers (Tubulariden pag. 35) sollen die an den Radialkanälen entstehenden Geschlechtsorgane der Vesiculaten und Trachymedusen, die bald als Bänder, bald als knospenartige Buckel in die Schirmhöhle vorspringen, die Bedeutung von „sporosacs“ oder von ganzen Medusen besitzen, die anstatt sich abzulösen, wie es von Sarsia prolifera, Steenstrupia u. A. bekannt ist, an ihrem ungeschlechtlichen Mutterthier sitzen geblieben sind und sich rückgebildet haben. Allman bezieht sich hierbei auf die analogen Verhältnisse bei den Hydroiden, bei denen ja alle Uebergangsformen zwischen frei schwimmenden Medusen und kleinen unansehnlichen Knospen nachgewiesen worden sind. Er nennt nur die Ocellaten Gonocheme, d. h. medusenförmige Thiere, die geschlechtsreif werden; die übrigen Craspedoten dagegen Blastocheme, weil sie nicht selbst Geschlechtsthiere sind, sondern erst Geschlechtsthiere, die freilich in den vorliegenden Fällen auf einer ausserordentlich niedrigen Ausbildungsstufe verharren, durch Knospung erzeugen.

Diese Auffassung muss schon deshalb als ungenügend begründet angesehen werden, weil zwischen den Medusen, welche auf dem Weg der Knospung von Medusen erzeugt werden, und den an den Radialkanälen sitzenden Geschlechtsorganen keine Uebergangsformen bekannt sind, wie solche auf allen Stufen der Rückbildung bei den Hydroiden vorkommen. Sie entspricht ferner nicht den in der Natur bestehenden Verhältnissen, indem sie zwischen den Geschlechtsorganen der Ocellaten und denen der Vesiculaten einen tiefgreifenden principiellen Unterschied annimmt, wie er bei der oben durchgeführten Uebereinstimmung im Bau nicht angenommen werden kann. Endlich scheint sie uns unhaltbar in Anbetracht der Beziehungen, in denen die sogenannten Sporosacs zum Organismus der Meduse stehen. Bei den Geryoniden müsste die gesammte untere Wand des verbreiterten Radialkanals als Knospe angesehen werden, ausserdem würde bei ihnen wie bei einigen anderen Medusen ein dem Mutterthier angehöriges Organ, der Radialmuskel, in den Körper der Knospe eintreten und denselben durchsetzen. Dies alles, sowie die mit der Deutung als Knospe wenig harmonirende symmetrische Anordnung der Geschlechtsproducte lassen es wohl als vollkommen gesichert erscheinen, dass wir es

in der That mit Organen, nicht mit rückgebildeten Knospen zu thun haben. Wenn in den meisten Fällen die Hervorwölbung der Geschlechtsfalte eine gewisse Aehnlichkeit mit den Geschlechtsgemmen der Hydroiden hervorruft, so ist dieselbe doch allein als eine unmittelbare Folge der Vergrösserung zu betrachten, welche die Wand des Radialkanals durch die Wucherung der Geschlechtszellen erfahren hat.

Bei der Besprechung der histologischen Beschaffenheit der Geschlechtsorgane ist besonders hervorzuheben, dass die Geschlechtsproducte sich überall aus gleichen Zellen hervorbilden. Es sind dies Zellen, die im Ektoderm unter dem eigentlichen Epithel liegen und von Kleinenberg als interstitielle, von uns als subepitheliale Zellen bezeichnet worden sind. Dieselben vermehren sich durch Theilung und bilden bei weiblichen Thieren Eier, bei männlichen Thieren, bei denen der Theilungsprocess ein lebhafterer ist, schliesslich Spermatozoen. Während dieser Veränderungen erleiden die Epithelzellen bei den weiblichen Medusen keine Umwandlungen, bei den männlichen Thieren dagegen liefern sie der weichen Spermatozoenmasse ein festes Gerüste, indem ihre in das subepitheliale Gewebe reichenden Fortsätze an Zahl zunehmen, sich unter einander verbinden und dabei eine eigenthümliche faserige Differenzirung eingehen. Die so entstandenen Stützfasern erinnern an die Müller'schen Fasern der Retina, die ja auch, wie dies in der Neuzeit besonders durch Babuchin[1]), W. Müller[2]) und G. Schwalbe[3]) betont worden ist, umgewandelten Epithelzellen ihren Ursprung verdanken.

In der geschilderten Weise entwickeln sich bei den Medusen Eier und Spermatozoen aus demselben Gewebe, den subepithelialen Zellen; es bleibt uns nur noch zu entscheiden übrig, welchem der beiden primären Keimblätter die Mutterzellen der Geschlechtsorgane angehören. Wenn wir, wie es zuerst F. E. Schulze[4]) gethan hat, die Stützlamelle als die Grenzscheide zwischen Ektoderm und Entoderm betrachten, so sind die subepithelialen Zellen Theile des Ektoderms. Denn schon bei den jüngsten Thieren, bei denen hier und da die ersten Spuren eines subepithelialen Gewebes bemerkbar waren, lagerten dieselben nach aussen von der Stützlamelle. Da letztere nirgends Durchbrechungen erkennen liess, sondern überall als eine scharfe Linie zwischen Entoderm und Ektoderm verlief, so fehlten jedwede Anhaltspunkte für die Idee, dass vereinzelte Zellen aus dem Entoderm ausgeschieden und in das Ektoderm gleichsam als Keime des subepithelialen Gewebes übergewandert sein könnten. Die geschilderten Befunde lassen somit nur die eine Deutung zu, dass männliche und weibliche Geschlechtszellen Abkömmlinge der nach aussen von der Stützlamelle gelegenen Zellenlage sind, mit anderen Worten, dass beide dem Ektoderm angehören.

Bei dieser Ableitung der Geschlechtsproducte aus dem Ektoderm könnte die Abhängigkeit derselben vom Gastrovascularsystem, die sich in ihrer Verbreitungsweise ausspricht, auf den ersten Blick hin auffällig erscheinen. Wenn die Geschlechtszellen stets nur da entstehen, wo sich Theile des Gastrovascularsystems vorfinden, so liegt es nahe, dies Verhalten durch die Annahme zu deuten, dass Epithelzellen des Gastrovascularsystems den Eiern und Spermatozoen ihren Ursprung ver-

---

1) Babuchin, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Auges, besonders der Retina. Würzburger naturw. Zeitschrift Bd. IV. pag. 71. 1863 (citirt nach Schwalbe).

2) Wilhelm Müller, Ueber die Stammesentwicklung des Sehorgans der Wirbelthiere. Beiträge zur Anatomie und Physiologie, als Festgabe für Carl Ludwig. Leipzig 1874. pag. 14 u. 62.

3) G. Schwalbe, Mikroskopische Anatomie der Retina in: Graefe und Saemisch, Handbuch der gesammten Augenheilkunde Bd. I. pag. 369.

4) F. E. Schulze, Ueber den Bau und die Entwicklung von Cordylophora lacustris. pag. 35.

leihen. Aehnliche Ideengänge haben wohl manchen Forscher veranlasst, den Ursprung der Geschlechtsorgane bei den Zoophyten im Entoderm zu suchen. Indessen sind im vorliegenden Falle wohl anderweitige Verhältnisse maassgebend gewesen. Die Geschlechtsorgane bedürfen der Zufuhr reichlichen Nahrungsmaterials und suchen daher Orte auf, wo ihnen dies geboten wird. Solche Orte sind in dem der Gefässe entbehrenden Körper der Medusen nur die Theile des Gastrovascularsystems, dessen Epithelzellen von reichlichem Nahrungsmaterial erfüllt sind; Ei und Spermazellen grenzen bei allen Medusen dicht an diese Nahrungsreservoirs an und sind von ihnen nur durch die Stützlamelle getrennt. Vielfach wuchern sie sogar, wie dies namentlich bei Glossocodon und Mitrocoma schön zu sehen ist, in das blasige Entodermepithel hinein, so dass es aussieht, als wären sie im Innern desselben entstanden.

Wenn so die Lagerung der Geschlechtsorgane an dem Magen und an den Radialkanälen auch ohne die Annahme, dass sie aus dem Entoderm entstehen, sich erklären lässt, so wird dagegen ihr Verhältniss zur Muskulatur nur durch den Nachweis, dass beide Abkömmlinge des Ektoderms sind, verständlich. Bei allen Vesiculaten und Trachymedusen, bei welchen die Hoden und Ovarien noch in dem Bereich der Ringmuskellage der Subumbrella liegen, ist die Muskulatur unterbrochen und schneidet unmittelbar am Rand der genannten Organe ab. Umgekehrt fehlen die Geschlechtsproducte an den Stellen, wo Radialmuskeln in der Mitte des Genitalblattes von Carmarina oder der Genitalfalte von Aequorea und Mitrocoma verlaufen. Muskeln und Geschlechtsorgane scheinen sich somit gegenseitig in ihrem Vorkommen auszuschliessen, so dass die einen fehlen, wo die anderen vorhanden sind; oder richtiger gesagt — da ja immer die Möglichkeit gegeben ist, dass die Zellen auch innerhalb eines beschränkten Verbreitungsbezirks sich in verschiedenen Richtungen differenziren [1]) — die Entwicklung des einen Gewebes ist der Entwicklung des anderen Gewebes hinderlich. Dies Verhältniss müsste auffallend erscheinen, wenn beide Gewebe aus zwei verschiedenen Keimblättern entständen; da beide Ektodermbildungen sind, erscheint es fast selbstverständlich.

Die im Vorhergehenden erörterte Frage nach der Abstammung der Geschlechtsorgane bei den Medusen und weiter auch bei den übrigen Coelenteraten ist vielfach behandelt und in sehr verschiedenem Sinne beantwortet worden, was um so mehr auffallen dürfte, als im Allgemeinen der Bau der meisten Coelenteraten und speciell der Medusen und Hydroiden einfacher Natur ist. Da nur zwei durch eine Stützlamelle geschiedene Zellenschichten existiren, von denen von fast allen Autoren die eine als Ektoderm, die andere als Entoderm bezeichnet wird, so sind überhaupt nur drei Möglichkeiten gegeben, wie man sich die Abstammung der Geschlechtsorgane vorstellen kann; es können 1) männliche und weibliche Geschlechtsorgane aus dem Ektoderm stammen, oder 2) beide gehören genetisch dem Entoderm an oder endlich 3) sie entstehen je nach dem Geschlecht bald aus dem Entoderm, bald aus dem Ektoderm. Alle drei Möglichkeiten haben ihre Vertreter gefunden.

Aus dem Ektoderm wurden die Geschlechtsorgane in früheren Jahren von Huxley, Keferstein, Ehlers und Claus und in der Neuzeit besonders von Kleinenberg und F. E. Schulze abgeleitet. Die beiden letztgenannten Autoren, deren Arbeiten nahezu gleichzeitig erschienen sind und deren Angaben auch in Bezug auf die Details des Vorgangs mit der von uns gelieferten Darstellung übereinstimmen, stellten zum ersten Mal die auch von uns in ihrem ganzen Umfang bestätigte Ansicht

1) Dies scheint bei Sarsia tubulosa der Fall zu sein; wenigstens giebt F. E. Schulze an, dass bei dieser Meduse sowohl die Geschlechtsorgane wie die Muskellage sich im ganzen Umkreis des Magens vorfinden (Sarsia tubulosa pag. 25. Taf. II, Fig. 20; Taf. III, Fig. 23).

auf, dass die Geschlechtszellen stets von Zellen abstammen, welche zwar unter dem oberflächlichen Epithel liegen, deren Zugehörigkeit zum Ektoderm aber nicht bezweifelt werden kann, weil sie sich nach aussen von der Stützlamelle befinden. Kleinenberg stützte sich auf Beobachtungen an Hydra, F. E. Schulze hat die Gonophore von Cordylophora lacustris und einige Medusen, die Sarsia tubulosa und Geryonia, untersucht. Letzterer hat zugleich auch Querschnitte, wenigstens durch die Geschlechtsorgane der beiden Medusen, angefertigt und sich somit der Methode bedient, die in der so zweifelhaften Frage allein zu sicheren Resultaten führen kann.

Für die Annahme eines entodermalen Ursprungs der Geschlechtsorgane haben sich die meisten übrigen Forscher, namentlich fast alle diejenigen Autoren, deren Arbeiten weiter als 10 Jahre zurückreichen, wie z. B. Kölliker, Haeckel, ausgesprochen. Vielfach mögen sie hierbei durch die Beziehungen der Geschlechtsorgane zum Gastrovascularsystem, die wir oben in anderer Weise zu deuten versucht haben, bestimmt worden sein, da von keiner Seite eine genaue histologische Begründung der Annahme versucht worden ist. Dies letztere ist erst in der Neuzeit durch Allman[1]) und Claus[2]) geschehen; indessen scheinen uns die Objecte, an denen dieselben ihre Auffassung gewannen, für die Entscheidung der uns beschäftigenden Frage wenig geeignet zu sein. Claus hat die Acraspeden untersucht, deren complicirter gebaute Geschlechtsorgane jedenfalls nicht die übersichtlichen Verhältnisse bieten wie die der Craspedoten. Allman dagegen hat namentlich die sessilen Geschlechtsgemmen der Tubulariden auf die Abstammung der Geschlechtsorgane geprüft, ebenfalls Objecte, die in sofern ungünstig sind, als hier eine relativ complicirte Organisation auf einen kleinen Raum zusammengedrängt ist. Da die bei der Meduse frei entfalteten Theile hier wie die Blüthenblätter in der Knospe zusammengefaltet sind, wechseln von innen nach aussen Ektoderm- und Entodermlagen mehrfach mit einander ab, so dass die Gefahr zu Irrungen in der Deutung der einzelnen Schichten grösser ist als bei den Medusen. In der That scheint uns Allman auch in der Zurückführung der einzelnen Schichten auf eines der beiden primären Keimblätter nicht das Rechte getroffen zu haben; namentlich scheint bei Myriothela, über welche die genauesten Angaben gemacht werden, nach Allman's eigenen Beobachtungen zu schliessen, die Samen und Eier erzeugende Zellenmasse nicht aus dem Entoderm, sondern aus dem Ektoderm zu stammen.

Zum besseren Verständniss haben wir eine der Allman'schen Figuren copirt (Taf. III, Fig. 20). In der Mitte der Geschlechtsgemme verläuft eine Ausstülpung (en) des Gastrovascularsystems des Hydroiden, welche dem Magen der Meduse homolog ist. Dieselbe wird nach oben und seitwärts von der auf dem optischen Durchschnitt hufeisenförmigen Masse der Geschlechtszellen (ek^3) umhüllt, welche ihrerseits wieder nach aussen von zwei Zellenlagen bedeckt sind. Die äussere Zellenlage (ek^1) ist mehrschichtig und gehört dem Ektoderm an; die innere (el) hängt an der Basis der Geschlechtsgemme mit dem Epithel der gastrovascularen Ausstülpung zusammen und besteht nur aus einer einzigen Schicht Entodermzellen; sie ist am apicalen Pole des Sporosacs unterbrochen und besitzt hier eine Oeffnung, die wegen der Pigmentirung der angrenzenden Zellen deutlich hervortritt. Bei jungen Entwicklungsstadien der Knospe soll die Oeffnung sowohl wie die Pigmentirung fehlen. Aus dem Umstand, dass die Geschlechtsproducte zwischen zwei dem Entoderm angehörenden Zellenlagen entstehen, schliesst Allman auf ihren entodermalen Ursprung; zwar zieht er auch die Möglichkeit in Erwägung, dass die

1) G. J. Allman, On the Structure and Development of Myriothela. Philosoph. Transactions of the R. Soc. vol. 165. pt. 2. pag. 557—560. pag. 568. Tubulariden pag. 148.

2) C. Claus, Studien über Polypen und Quallen der Adria. I. Acalephen. Denkschriften der Wiener Acad. Math. nat. Cl. XXXVIII. Bd. 1. Abth. pag. 24.

Anlage vom Ektoderm aus durch die Oeffnung der äusseren Entodermschicht hineingewuchert sein könnte, hält aber doch diese Möglichkeit deswegen für höchst unwahrscheinlich, weil die Oeffnung bei jungen Knospen fehlt.

Nach unserer Ansicht ist dagegen die von Allman verworfene Deutung die einzig berechtigte. Denn wie später bei Erörterung der Homologien zwischen Meduse, Hydroidpolypen und Geschlechtsknospen ausführlicher begründet werden soll, besitzt der Zellenhaufen, welcher bei Myriothela die Eier und Spermatozoen liefert, nicht allein die Bedeutung eines Geschlechtsorgans, sondern ist das Aequivalent der gesammten Zellenlage, welche den Magenstiel und die untere Wand der Schwimmglocke bedeckt und unter anderen auch die Aufgabe erfüllt, die geschlechtliche Fortpflanzung des Organismus zu vermitteln. Da diese Zellenlage bei den Medusen zweifellos dem Ektoderm angehört, so kann sie bei Myriothela kein Theil des Entoderms sein; vielmehr ist sie sicherlich in der Weise, wie es zuerst von Agassiz[1]) für die jungen Anlagen der Medusen und von E. van Beneden[2]) — auf dessen Angaben wir sogleich näher eingehen werden — für die medusoiden Geschlechtsknospen nachgewiesen worden ist, vom Ektoderm aus in das Entoderm gewuchert und hat sich von ersterem erst secundär abgeschnürt. Wenn Allman bei jungen Knospen diesen Wucherungsprocess des Ektoderms und die durch denselben verursachte Oeffnung in der äusseren Entodermlage nicht gesehen hat, so erklärt sich dies wohl aus dem Mangel der Pigmentirung, die erst später im Entoderm auftritt und den Rand der vorher schon vorhandenen Oeffnung deutlicher erkennen lässt.

Für die Ableitung der Geschlechtsorgane aus dem Entoderm hat Allman ausserdem ihre Wachsthumsverhältnisse in seiner die Tubulariden behandelnden Monographie geltend gemacht: es sollen die jüngsten Entwicklungsstadien der Geschlechtszellen immer in der Nähe des Entoderms liegen und sich mit zunehmender Reife von denselben entfernen und nach aussen rücken. Gegen diese Beweisführung müssen zweierlei Einwände erhoben werden. Erstens besitzt der Satz nicht die allgemeine Giltigkeit, mit welcher er ausgesprochen wurde, da nur innerhalb der Hoden die Reife in centrifugaler Richtung fortschreitet, während innerhalb der Ovarien entweder jedes bestimmte Princip fehlt oder sogar umgekehrt die Eizellen gegen das Entoderm, also in centripetaler Richtung, vordringen. Zweitens werden die Wachsthumsverhältnisse weniger durch den ursprünglichen Ort der Genese als durch die bei Hoden und Eierstöcken verschiedenartigen Ernährungsbedingungen bestimmt. Die Hoden sind eine in lebhafter Theilung begriffene Zellenmasse; wie nun fast in jedem proliferirenden Gewebe der höheren Thiere die jüngste Schicht, gleichsam das Cambium des Gewebes, der Nahrungsquelle der Blutgefässe zugewandt ist, so erhalten sich bei den Medusen die sich theilenden Spermatozoenmutterzellen am längsten im Umkreis des Gastrovascularsystems, welches physiologisch noch die Stelle von Blutgefässen vertritt. Einem gewissermaassen entgegengesetzten Entwicklungsprincip folgt das Ovarium. An die Stelle der Massenproduction zahlreicher Keime tritt hier die voluminösere Entfaltung und höhere Ausbildung des einzelnen Keims; der reichlichste Nahrungsverbrauch fällt nicht in die Zeit der Keimanlage, sondern der Keimreife, und so finden sich denn auch die reifsten und grössten Eizellen entweder in unmittelbarer Nähe des Entoderms oder in das Innere desselben hineingewuchert.

1) Louis Agassiz, Contributions to the Natural History of the United States of America, Vol. IV. p. 193 (im Folgenden citirt als Contributions).

2) Edouard van Beneden, De la distinction originelle du testicule et de l'ovaire. Bulletins de l'Académie roy. de Belgique, 2me série, tome XXXVII. No. 5. pag. 39 (citirt als Hydractinia).

Die dritte Möglichkeit, dass die Geschlechtsorgane zum Theil dem Ektoderm, zum Theil dem Entoderm angehören, ist von E. v. Beneden aufgestellt worden, und zwar lässt derselbe bei Hydractinia echinata die Hoden aus dem Ektoderm, die Eierstöcke aus dem Entoderm entstehen; hierbei sollen sich die Verhältnisse folgendermaassen gestalten. Die sessilen Geschlechtsknospen des genannten Hydroiden sind anfänglich nichts als hohle Ausstülpungen der Magenwand und werden wie diese von einer Ektoderm- und einer Entodermschicht und einer beide Schichten trennenden Stützlamelle gebildet (Hydractinia pag. 36). Am apicalen Pole wuchert das Ektoderm in das Entoderm hinein (vergl. die Figuren 23 u. 24 Taf. III, welche Copien der Zeichnungen v. Beneden's sind) und erzeugt ein auf dem optischen Querschnitt halbmondförmig gestaltetes Organ (pag. 39), das aus einer äusseren und aus einer inneren Zellenlage (ek^2 und ek^3) besteht, zwischen denen sich ein kleiner Spaltraum befindet. Bei männlichen Thieren wird das ganze Organ als Hoden bezeichnet, weil die innere Zellenlage (Fig. 24 ek^3) die Spermatozoen liefert (pag. 59). Bei weiblichen Thieren ist die Ektodermeinstülpung zwar ebenfalls vorhanden; da sie aber nicht mit der Entwicklung der Eizellen betraut und auch sonst functionslos ist, kann sie hier nur als rudimentäre Hodenanlage gedeutet werden (pag. 51). Dagegen entstehen die Eier, indem sich einzelne Zellen des Epithels des Gastrovascularsystems vergrössern, einen ansehnlichen Kern mit Kernkörperchen erhalten und so die Charaktere von Eizellen annehmen (pag. 37). Derartige Eianlagen finden sich im Entoderm des Hydroiden in der die Geschlechtsknospen erzeugenden Körperregion schon früher vor, als die betreffende Stelle zur Bildung einer Knospe sich hervorgestülpt hat (pag. 35).

Dieses kurze Referat zeigt, dass v. Beneden in Bezug auf die Genese der Spermatozoen der Hauptsache nach mit uns übereinstimmt. Dagegen weicht seine Darstellung der Eientwicklung so vollständig von der unserigen ab, dass es nicht möglich ist, durch eine andere Deutung des Beobachteten übereinstimmende Resultate zu erzielen, wie uns dies mit den Angaben Allman's geglückt ist. Wenn wir daher erst von eigenen Untersuchungen der Hydractinia echinata unser definitives Urtheil über die Schilderung v. Beneden's abhängig machen, so müssen wir doch hier schon gegen einige Punkte von secundärer Bedeutung in derselben Bedenken erheben.

E. v. Beneden geht von der von Gegenbaur aufgestellten Ansicht aus, dass die Medusen höher entwickelte Geschlechtsorgane der Hydroidpolypen sind, die sich vom Organismus abgelöst und die Befähigung zu einem selbstständigen Leben erlangt haben. Bei dieser Umgestaltung soll die Ektodermeinstülpung, welche bei männlichen Thieren die Anlage des Hodens, bei weiblichen Thieren das Hodenrudiment liefert, zu der Schwimmglocke der Meduse werden. Diese Auffassung der genetischen Beziehungen zwischen der freien Meduse und den sessilen Geschlechtsknospen ist heutzutage wohl allgemein verlassen. Wie zuerst Allman hervorgehoben hat und auch Gegenbaur jetzt annimmt, ist die Meduse ein an die schwimmende Lebensweise angepasster Hydroidpolyp, die Geschlechtsknospen dagegen sind Medusen, die am Mutterstock sitzen geblieben sind und eine mehr oder minder ausgesprochene Rückbildung erfahren haben. Dem entsprechend muss die Organisation der Knospe aus derjenigen der Meduse erklärt werden und nicht umgekehrt, wie es v. Beneden gethan hat.

Wenn wir von dem hier bezeichneten Standpunkt ausgehen, dann ist die von Hydractinia beschriebene Ektodermeinstülpung in erster Linie die rudimentär bleibende Anlage des Schwimmsacks der Meduse und die Bezeichnung Hoden muss auf den Abschnitt beschränkt werden, welcher das Manubrium oder den Spadix überzieht und in der That auch nach v. Beneden allein die Spermatozoen entwickelt. Bei den weiblichen Knospen aber kommt jeder Grund in Wegfall, von einem Hodenrudiment zu sprechen.

Zweitens ist die veränderte Grundanschauung nicht ohne Bedeutung für die Beurtheilung der Darstellung von der Eientwicklung. Wären in der That die im Entoderm von Hydractinia beschriebenen Zellen die Keime von Eiern, so hätten wir das etwas paradoxe Verhältniss, dass die Geschlechtsproducte früher vorhanden sind, als der mit der Bildung der Geschlechtsproducte betraute Organismus. Wenn nun ein derartiges Verhältniss auch nicht gerade undenkbar ist, so muss es doch zunächst als unwahrscheinlich angesehen werden [1]).

Im Anschluss an die Resultate seiner Beobachtung hat v. Beneden einige allgemeine Anschauungen über den Ursprung der Geschlechtsorgane aufgestellt, auf deren Besprechung wir noch zum Schluss eingehen, da sie in der Neuzeit von vielen Zoologen adoptirt und weiter gebildet worden sind. E. v. Beneden nimmt an, dass bei allen Thieren die Spermatozoen im Ektoderm, die Eier im Entoderm entstehen. Jedes der beiderlei Geschlechtsproducte repräsentirt die Eigenschaften des Keimblattes, aus dem es stammt; die Spermatozoen sind Vertreter des animalen Ektoderms, die Eier die Vertreter des vegetativen Entoderms. So ist schliesslich die sexuelle Differenzirung der Metazoen im Wesentlichen nichts als eine Folge der Differenzirung der beiden Keimblätter. Durch die Befruchtung wird die einseitig vegetativ entwickelte Eizelle befähigt, ausser vegetativen auch animale Zellen zu liefern, sie wird so auf einen Zustand der Indifferenz zurückgeführt.

Wie nun die Resultate unserer Untersuchung nicht mit den empirischen Grundlagen übereinstimmen, welche die v. Beneden'sche Theorie voraussetzt, ebenso können wir uns auch nicht mit der in derselben ausgesprochenen allgemeinen Auffassung vom Wesen der geschlechtlichen Differenzirung einverstanden erklären. Die geschlechtliche Differenzirung ist ein Vorgang, der über die Grenzen des Thierreiches hinausgreift. Gerade die Untersuchungen der Neuzeit haben gezeigt, dass er in völlig gleicher Weise bei den Pflanzen wiederkehrt und haben seine Existenz auch bei einzelligen Protisten, bei den Infusorien, wahrscheinlich gemacht. Die Ursachen zur geschlechtlichen Differenzirung können somit nicht in Erscheinungen gesucht werden, die in ihrem Vorkommen auf die Metazoen beschränkt sind, sondern in Eigenthümlichkeiten, die der gesammten Organismenwelt zukommen. Hiermit ist schon gesagt, dass die Ursachen zur geschlechtlichen Differenzirung schon in den Lebenserscheinungen der Zelle selbst gegeben sein müssen, da diese der Elementarorganismus ist, der allein bei allen Organismen sich in annähernd gleicher Weise vorfindet [2]).

Steht somit die geschlechtliche Differenzirung zu der Keimblätterbildung in keiner unmittelbaren Beziehung, so fällt auch zunächst jede Nöthigung weg, die Entwicklung der Geschlechtsorgane in der ganzen Thierreihe in gleicher Weise mit dem einen oder dem anderen Keimblatt in Zusammenhang zu bringen. Eier und Spermatozoen sind, wenn wir von der geschlechtlichen Differenzirung absehen, zu-

1) Neuerdings hat Korotneff (Histologie de l'Hydre et de la Lucernaire. Archives de Zool. expér. et génér. T. V. pag. 398) die Resultate van Beneden's mit denen anderer Autoren in Einklang zu bringen gesucht, wenn auch in wenig glücklicher Weise. Indem er der Stützlamelle jede Bedeutung für die Unterscheidung von Ektoderm und Entoderm abspricht, deutet er als Ektoderm und Entoderm nur die beiderseitigen Epithellagen und fasst das subepitheliale Gewebe, die Geschlechtsorgane und die Stützlamelle als Mesoderm zusammen. Nach Korotneff ist es von untergeordnetem Interesse, ob die Geschlechtsorgane nach aussen oder nach innen von der Stützlamelle liegen, da sie beidesmal dem Mesoderm angehören. Wir glauben, dass durch eine derartige zunächst völlig willkürliche Begriffverschiebung der Wissenschaft wenig genützt ist; empfehlenswerther ist es, nach Uebereinstimmung in den Resultaten zu streben, ehe man sich dazu entschliesst, der Verschiedenheit in denselben die principielle Bedeutung abzusprechen.

2) Vergl. auch hierüber O. Hertwig, Beiträge zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies. Morpholog. Jahrbuch Bd. I. pag. 386. Anm.

nächst nur Zellen, welche den ursprünglichen Charakter der Indifferenz beibehalten haben und daher die Fähigkeit besitzen, einen Organismus gleicher Art, wie derjenige ist, von dem sie stammen, zu erzeugen. Es ist denkbar, dass ein derartiges indifferentes Zellenmaterial sich sowohl im Entoderm als im Ektoderm lange Zeit erhalten und den Ausgangspunkt für die Bildung der Geschlechtsorgane abgegeben hat; ebenso ist es aber auch denkbar, dass schon frühzeitig eine Localisation der Geschlechtsproducte in einem der Keimblätter, als welches dann das Ektoderm angesehen werden müsste, eingetreten ist, und dass diese Localisation sich in der ganzen Reihe der Metazoen vererbt hat. Wenn wir den letzteren Fall für wahrscheinlicher halten, so kann es sich hier nur um eine Meinungssache handeln, über welche die einzelnen Forscher nach ihrer subjectiven Auffassungsweise verschieden denken werden. Wir haben es hier mit einer Frage zu thun, zu deren Lösung theoretische Erwägungen nicht einmal als Wegweiser dienen können, deren Entscheidung daher allein an der Hand der Beobachtung gewonnen werden kann.

Zweiter Abschnitt.

Das Entoderm der Medusen.

Die innere Körperschicht oder das Entoderm der Medusen steht in einem ausgesprochenen Gegensatz zu dem Ektoderm. Während wir bei diesem mit einer Fülle verschiedener physiologischer Leistungen und in Folge dessen auch mit einer grossen Mannigfaltigkeit histologischer Differenzirungsproducte bekannt geworden sind, zeigt uns das Entoderm bei einem mehr gleichförmigen Charakter der Functionen im Ganzen auch eine grössere Einfachheit in seiner histologischen Beschaffenheit; wir vermissen Zellen, die zur Fortpflanzung bestimmt sind; ebenso vermissen wir Sinnes- und Ganglienzellen; auch Muskeln und Nesselzellen fehlen im Entoderm bei den meisten Medusen; wir selbst haben diese beiden Bildungen bei keiner einzigen der von uns untersuchten Arten beobachtet; dagegen gibt F. E. Schulze (Syncoryne Sarsii pag. 25) an, dass am Magen von Sarsia tubulosa nach innen von der Stützlamelle eine Ringmuskelschicht vorkommt, und Claus (Acalephen pag. 13) theilt mit, dass er bei Acraspeden häufig Nesselzellen auch im Epithel des Gastrovascularsystems wahrgenommen habe. Wenn wir jedoch von diesen vereinzelten Fällen absehen, dann besitzt die innere Körperschicht der Medusen nur zwei Functionen, erstens die Nahrung aufzunehmen und der äussern Schicht zuzuführen und zweitens für diese letztere hie und da besondere Stützorgane zu liefern. Bei der genaueren Beschreibung des Entoderms, zu der wir uns jetzt wenden, werden wir die morphologischen und die histologischen Verhältnisse in gleicher Weise berücksichtigen und besprechen wir hierbei zunächst 1) das Epithel des Gastrovascularsystems, 2) ein feines Zellenhäutchen, welches die vom Magen entspringenden Gastrovascularkanäle bis zum Schirmrand verbindet und kurzweg als Entodermlamelle bezeichnet werden soll, 3) die Axenzellen der Tentakeln und der Hörkölbchen, 4) die Schirmgallerte.

1. Das Epithel des Gastrovascularsystems.

Während bei der Polypenform der Hydroiden das Gastrovascularsystem eine einfache verdauende Cavität vorstellt, erreicht es bei den Medusen einen höheren Grad der Differenzirung und sondert sich in einen centralen und in einen peripheren Abschnitt. Der centrale Abschnitt oder der Magen ist ein weiter Hohlraum, der in der Mitte der Medusenglocke angebracht ist und sich nach aussen durch einen sehr erweiterungsfähigen Mund öffnet; der periphere Abschnitt besteht, wenn wir von den Aeginiden absehen, aus Kanälen, die in radialer Richtung vom Magen in den Schirm ausstrahlen und am Rand desselben durch einen Ringkanal unter einander verbunden sind. Die Anzahl der Radialkanäle schwankt in den einzelnen Medusenfamilien und wird zur Abgrenzung der Genera und Arten in der Systematik mit verwerthet. So besitzen die Trachynemiden 8, die Geryoniden theils 6, theils 4 Kanäle, wodurch

6- und 4strahlige Formen gebildet werden. Für die Ocellaten ist die Vierzahl charakteristisch; dieselbe herrscht auch bei den Vesiculaten vor mit Ausnahme einiger Arten, wie Aequorea etc. Bei der letztgenannten Meduse sind 100 und mehr Radialkanäle vorhanden und zwar vermehren sich dieselben mit dem Wachsthum und der Alterszunahme der einzelnen Thiere; sie sprossen, wie Allman (Tubularien pag. 80) beobachtet hat, entweder aus dem Grund des Magens oder von einem der schon vorhandenen Radialkanäle hervor, verlängern sich dann in centrifugaler Richtung, bis sie den Ringkanal treffen und in ihn einmünden. In seiner Darstellung hebt Allman besonders hervor, dass „das Eindringen der hervorsprossenden Kanäle in schon gebildetes Gewebe, ihr beständiges Einhalten einer bestimmten Richtung und ihr Einmünden in einen schon vorhandenen Kanal Phänomene sind nicht ohne allgemeine Bedeutung für die formbildenden Kräfte der lebenden Wesen." Wie wir später sehen werden, lassen sich diese Phänomene in sehr einfacher Weise aus den anatomischen Verhältnissen erklären.

Eine in ihrem Vorkommen sehr beschränkte Eigenthümlichkeit zeigt der periphere Theil des Gastrovascularsystems bei einigen Geryoniden. Bei Carmarina entspringen vom Ringkanal noch einige blind endende Schläuche, die zwischen den Radialkanälen nach dem Magen zu eine Strecke weit ihren Weg nehmen und von Haeckel (Geryoniden II. pag. 150) als Centripetalkanäle beschrieben worden sind.

Eine Ausnahmestellung unter den Craspedoten nehmen die Aeginiden im Bau ihres Gastrovascularsystems ein. Bei ihnen ist der Magen mit zahlreichen Aussackungen, den Magentaschen, besetzt, die nahe bis zur Insertion des Velum vordringen und von hier ab noch unter einander bei einigen Arten, wie bei Cunina lativentris, durch enge Kanäle zusammenhängen. Vom Ende einer jeden Magentasche entspringen nämlich zwei Kanäle, die dicht bei einander bis zur Insertion des Velum verlaufen; hier biegen sie, der eine nach rechts, der andere nach links fast rechtwinklig um und folgen eine Strecke weit dem Schirmrand, um dann von Neuem der benachbarten Tasche gegenüber umzubiegen und sich mit ihr in Verbindung zu setzen. So kommt eine Art von Ringkanal zu Stande, der aus so viel bogenförmigen Abtheilungen besteht, als Taschen vorhanden sind; derselbe ist zuerst von Haeckel (Geryoniden II. p. 268) bei Cunina lativentris entdeckt, darauf von Metschnikoff[1]) bestätigt und neuerdings auch von uns eingehender beschrieben worden. Der Ringkanal fehlt dem grössten Theil der Aeginiden, oder besser gesagt, er hat sich bei ihnen rückgebildet; denn, wie wir andern Orts schon gezeigt haben, wird er bei ihnen morphologisch noch durch einen Zellstrang repräsentirt, der am Ursprung des Velum auf Durchschnitten nachzuweisen ist (Medusen pag. 16. Taf. I, Fig. 7 u. 8).

Gewöhnlich ist man der Ansicht, dass das Gastrovascularsystem der Medusen nur durch den Mund nach aussen geöffnet sei. Wenn dies auch im Allgemeinen richtig sein mag, so trifft es doch keineswegs für alle Craspedoten zu. Schon Metschnikoff hat, wie wir einem Referat Leuckart's[2]) entnehmen, in einer russisch geschriebenen Untersuchung die Mittheilung gemacht, dass bei Tima pellucida und Zygodactyla rosea „je an der Basis der ihrer Zahl nach beträchtlich variirenden Tentakeln ein nach aussen offener Zapfen stehe, der zur Entleerung von Excretionsstoffen diene." Aehnliches haben wir bei Aequorea Forscalea, also einer ganz nahe verwandten Art, beobachtet. Bei Aequorea finden sich auf der subumbrellaren Seite der Schwimmglocke unterhalb des Ringkanals kleine conische

1) Metschnikoff, Studien über die Entwicklung der Medusen und Siphonophoren. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. 24. pag. 26.

2) Leuckart, Archiv f. Naturgeschichte. Jahrgang 38. Bd. 2. 1872. pag. 231.

Erhebungen, die schon früher von uns als Subumbrellapapillen beschrieben worden sind (Medusen pag. 73 u. 74). Jede Papille umschliesst einen Hohlraum, der nichts als eine Ausstülpung des Ringkanals ist und wie dieser von Entodermzellen ausgekleidet wird. Letztere schneiden an der Umrandung der Oeffnung gegen das Ektoderm zu scharf ab. In ihrer Zahl entsprechen die marginalen Stomata, wie wir die zahlreicheren kleinen Oeffnungen des Gastrovascularsystems zu benennen vorschlagen, der Anzahl der Radialkanäle, da sie überall da vorkommen, wo einer der letzteren in den Ringkanal einmündet. Ihre Bedeutung scheint darauf zu beruhen, dass sie unbrauchbar gewordene Stoffe, Excrete, nach aussen entleeren, mithin im Gegensatz zum central gelegenen einfachen Mund als multiple After fungiren. An Durchschnitten fanden wir — was für die obige Deutung spricht — die Geisseln der Entodermzellen stets nach aussen gerichtet.

Ueber die Verbreitungsweise der marginalen Stomata innerhalb der einzelnen Familien der Craspedoten lässt sich zur Zeit noch kein Urtheil fällen. Da Subumbrellapapillen bei den Medusen häufiger wiederkehrende Bildungen sind, so werden auch die Oeffnungen in Zukunft wohl noch bei anderen Arten nachgewiesen werden. Doch sei hierbei gleich bemerkt, dass nicht in allen Fällen die Papillen hohl zu sein scheinen; wenigstens haben wir bei Octorchis Gegenbauri auf Durchschnitten keine Oeffnungen an ihnen wahrnehmen können.

Das Epithel, welches die Wandungen des Gastrovascularsystems auskleidet, bildet überall nur eine einfache Schicht und scheint dies auch für diejenigen Stellen zu gelten, wo das Entoderm, wie z. B. an der Magenwand der Ocellaten, bedeutend verdickt ist. Wenn man hier auf Durchschnitten (Taf. I, Fig. 8) das Bild erhält, als ob mehrere Zellen über einander lägen, so erklärt sich dasselbe wohl nur daraus, dass die langen Cylinderzellen auf dem Schnitt nicht ihrer ganzen Länge nach getroffen worden sind. Im gesammten Gebiet des Gastrovascularsystems macht sich ein sehr bemerkenswerther Gegensatz in der Beschaffenheit und Form des Epithels bemerkbar, je nachdem dasselbe den dorsalen, der Schirmoberfläche zugekehrten, oder den entgegengesetzten, ventralen Wandungen angehört. Dorsalwärts besteht das Epithel entweder aus kleinen cubischen Zellen oder es ist sogar, wie es meistentheils der Fall ist, zu ganz dünnen Plättchen abgeflacht, von denen auf Querschnitten wenig mehr als die dickere, Kern führende Mitte zu sehen ist. Im Gegensatz hierzu stellt das Epithel der ventralen Wandungen des Gastrovascularsystems (Taf. I, Fig. 15 en; Taf. II, Fig. 1—6 en) eine dicke Schicht von Cylinderzellen dar, die sich bei manchen Arten durch eine ganz beträchtliche Länge auszeichnen. Die Cylinderzellen sind nach dem Kanallumen zu meist durch eine feine Cuticula abgegrenzt, die bei Cunina sol maris eine ähnliche Zeichnung wie die beim Ektoderm beschriebene Cuticula (Taf. I, Fig. 9) erkennen lässt. Jede Zelle trägt eine einzige Geissel, die bei manchen Arten, z. B. bei Aequorea, von einer sehr ansehnlichen Länge und Stärke ist. Eine sehr auffällige Eigenthümlichkeit des ventralen Epithels ist der Reichthum an Vacuolen; von diesen kann das Protoplasma so vollständig durchsetzt sein, dass es sich nur nach dem Kanallumen zu in einer zusammenhängenden dünnen Schicht erhält, während es sonst auf dünne Scheidewände zwischen den wie Schaumblasen an einander gedrängten Vacuolen reducirt ist (Taf. II, Fig. 2 en). Zuweilen nehmen die Entodermzellen eine ganz pflanzenzellähnliche Beschaffenheit an, indem sie derbe Membranen besitzen, nur geringe Spuren von Protoplasma enthalten und anstatt dessen mit einer hellen Flüssigkeit erfüllt sind. Als Beispiel verweisen wir auf das beträchtlich verdickte Entoderm, welches an den Magenwandungen von Oceania gelegen, schon bei Besprechung der Geschlechtsorgane von uns beschrieben wurde (Taf. I, Fig. 8 en).

Ausser den Vacuolen finden sich im ventralen Epithel häufig die verschiedenartigsten Einschlüsse vor: Pigmentkörnchen, grössere und kleinere Fetttropfen, endlich noch eigenthümlich glänzende

kleine Kügelchen, die sich in Osmiumsäure matt bräunen und mit der Assimilation der Nahrung wohl in Zusammenhang zu bringen sind (Taf. II, Fig. 13). Die letztgenannten Bildungen sind schon von Kleinenberg[1]) und Claus (Acalephen pag. 14) bei Hydra und bei Medusen beschrieben worden; wir selbst haben sie am schönsten bei den Aeginiden beobachtet, deren Entodermzellen häufig von ihrer Peripherie an gerechnet bis zu einem Dritttheil ihrer Höhe ganz von Concrementkügelchen erfüllt sind. In geringerer Anzahl treten sie bei Aequorea auf (Taf. I, Fig. 15), wo sie die kolbig verdickten Enden der Zellen zum Theil mit füllen.

Nach den mitgetheilten Befunden kann es wohl keinem Zweifel unterliegen, dass die zur Verdauung wichtigen Theile des Gastrovascularsystems die hohen Entodermzellen der ventralen Seite sind, während die platten Zellen der dorsalen Seite hierbei ziemlich bedeutungslos erscheinen. Die ersteren werden nicht allein die Nahrungsstoffe assimiliren, sondern dieselben auch in geeigneter Form zu weiterem Verbrauch längere Zeit aufbewahren können, sie werden daher gleichzeitig auch eine Art von Nahrungsreservoir bilden. Für diese Annahme scheint uns das Vorkommen von Fetttropfen, von Concrementkügelchen und die massenhafte Ausbildung von Vacuolen zu sprechen, deren Saft wahrscheinlich ernährende Bestandtheile enthalten wird.

Der Gegensatz, den wir zwischen dem Epithel der dorsalen und der ventralen Wandungen des Gastrovascularsystems in morphologischer und physiologischer Beziehung beobachtet haben, erklärt sich aus der verschiedenen Beschaffenheit der umliegenden Gewebe. An die platten Entodermzellen grenzt die mehr oder minder starke Schirmgallerte, deren Oberfläche wiederum nur von einem dünnen ektodermalen Deckepithel überzogen wird. Beides sind Theile, in welchen nur ein sehr geringer Stoffumsatz stattfinden kann. Mit dem hohen Entoderm dagegen stehen Gewebe von grossem physiologischem Werth in Berührung, wie die Geschlechtsorgane, die Muskulatur der Subumbrella, die Ganglienzellen und Sinnesepithelien des Nervenrings; zu ihrer Erhaltung und um zu functioniren haben dieselben eine lebhafte Stoffzufuhr nothwendig, welche von dem hohen Cylinderepithel des Gastrovascularsystems besorgt wird. So sehen wir bei den Medusen zwischen dem Ektoderm und Entoderm in ihrer morphologischen Ausbildung und in ihren Functionen eine innige und sehr auffällige Correlation, welche insofern vielleicht ein besonderes Interesse verdient, als es sich um eine Correlation zwischen den Elementartheilen eines Organismus handelt.

Es lässt sich dies Wechselverhältniss noch mehr als es bis jetzt geschehen ist, in das Einzelne verfolgen, wie namentlich eine Betrachtung der Beziehungen, in welchen die Ausbreitung des oberen Nervenrings zum Epithel des Ringkanals steht, uns lehren wird. Bei Aequorea bildet der obere Nervenring mit dem ihn bedeckenden hohen Cylinderepithel einen breiten Streifen, der von der oberen Wand des sehr geräumigen Ringkanals nur durch die dünne Stützlamelle geschieden ist; die Gallerte beginnt erst in einiger Entfernung von dem Schirmrand oder der Insertion des Velums (Medusen Taf. VI, Fig. 2). Soweit nun das Entoderm der oberen Wand des Ringkanals an das Sinnesepithel des Nervenrings angrenzt, besteht es aus hohen Cylinderzellen, dagegen nimmt es von der Stelle, wo es der Gallerte aufliegt, sofort eine cubische Gestalt an. Bei Mitrocoma ist der obere Nervenring schmäler, die Gallerte reicht tiefer als bei Aequorea an die Insertion des Velums heran und ist dementsprechend auch am dorsalen Epithel des Ringkanals nur ein schmaler Streifen von Cylinderzellen zu beobachten (Medusen Taf. VII, Fig. 14). Bei den Trachymedusen endlich, bei denen die Gallerte fast bis zum Schirmrand vordringt und der Nervenring die grösste Concentration erfahren hat, wird die ganze obere Wand des Ringkanals nur von platten Zellen eingenommen (Medusen Taf. I, Fig. 1 u. 2).

1) N. Kleinenberg, Hydra. Leipzig 1872. pag. 4.

2. Die Entodermlamelle.

Bei allen Craspedoten werden die im Schirm verlaufenden Kanäle des Gastrovascularsystems, wie wir schon früher kurz erwähnt haben (Medusen pag. 130) unter einander und mit dem Magen durch ein feines Zellenhäutchen verbunden, das wir als Entodermlamelle bezeichnen werden. Dasselbe hat sich bis jetzt der Beobachtung fast aller Forscher entzogen und ist in den wenigen Fällen, in denen es beschrieben worden ist, in seiner morphologischen Bedeutung nicht genügend gewürdigt worden. Es bildet in der Organisation der Medusen einen wichtigen Bestandtheil, welcher die Morphologie des Gastrovascularsystems aufhellt, und verdient um so mehr eine ausführliche Besprechung, als es mehrfache Verschiedenheiten in den einzelnen Gruppen der Craspedoten aufweist.

Die Entodermlamelle der Trachymedusen, welche sehr leicht übersehen werden kann, besteht aus ungemein dünnen, grossen Plattenzellen, welche der Stützlamelle der Subumbrella nach der Gallerte zu unmittelbar aufliegen. Sie ist in den Zwischenräumen zwischen dem Magen, dem Ringkanal und den Radialkanälen wie in einem Rahmen ausgespannt. An Carminosmiumpräparaten wird man auf sie aufmerksam, wenn man bei Betrachtung der Subumbrella von ihrer unteren Fläche den Tubus langsam auf tiefere Schichten einstellt (Taf. I, Fig. 11 el). Sobald man hierbei die Lage der subumbrellaren Epithelzellen und darauf die Muskelfaserlamelle passirt hat, wird man aufs Neue in grösseren Abständen von einander Zellenkerne auftauchen sehen, die in einer Ebene angeordnet sind. Diese Kerne sind viel grösser und von einer mehr ovalen Form als die kleineren und mehr rundlichen Kerne der Epithelzellen, so dass eine Verwechselung mit ihnen gar nicht möglich ist. Während die letzteren bei Cunina 14 μ, bei Carmarina 13 μ messen, erreichen die ersteren die ansehnliche Grösse von 28 μ bei der einen Art, von 19 μ bei der anderen Art. Noch deutlicher ist die Entodermlamelle wahrzunehmen, wenn man an Macerationspräparaten das subumbrellare Epithel und die quergestreiften Muskelfasern abpinselt; durch diese Manipulation wird sie auf grössere Strecken freigelegt und erscheint dann unter der Stützlamelle als ein zartes schleierartiges Häutchen von feinkörnigem Protoplasma, in welchem einzelne Zellkerne liegen, dagegen bestimmte Zellcontouren nicht nachzuweisen sind. In der Umgebung der Kerne ist das Protoplasma immer etwas dichter angehäuft. An feinen Querschnitten endlich erkennt man das zarte Zellenhäutchen daran, dass dorsal von der Stützlamelle der Subumbrella Kerne in grossen Abständen von einander in die Gallerte vorspringen (Taf. I, Fig. 6 el; Taf. II, Fig. 8 u. 11 el; ferner Medusen Taf. I, Fig. 7 u. 8 e).

Bei den Geryoniden ist die Entodermlamelle zwischen den Abschnitten der Radialkanäle, die am Magenstiel verlaufen, stärker entwickelt und bildet auf Querschnitten einwärts von der Stützlamelle, welche den Stielmuskeln zur Unterlage dient, eine zusammenhängende, leicht sichtbare Schicht (Taf. I, Fig. 16 el; Taf. III, Fig. 19 el). Ihre Zellen erreichen hier dieselbe Dicke wie die Epithelzellen an der der Gallerte zugekehrten Wand des Radialkanals.

Besondere Beachtung verdient die Art, wie sich das Zellenhäutchen mit dem Epithel des Gastrovascularsystems in Verbindung setzt. Querschnitte lehren, dass es in einer Flucht mit der dorsalen Wand der Kanäle liegt, mit deren Epithel es ja auch in seiner Beschaffenheit am meisten übereinstimmt. Hierbei geht es jedoch in das letztere nicht continuirlich über, sondern wird von ihm durch eine dünne Stützmembran getrennt, wie dies in Taf. I, Fig. 6 zu sehen ist, die den Uebergang in das Epithel des Magens von Cunina sol maris darstellt. Diese Stützmembran findet sich sogar zwischen der Entodermlamelle und dem Zellstrang, der bei Cunina sol maris den bei C. lativentris noch wohl entwickelten Ringkanal repräsentirt.

Bei den Vesiculaten, der zweiten grossen Abtheilung der Craspedoten, nimmt die Entodermlamelle die gleiche Lage wie bei den Trachymedusen ein und zeigt bei den meisten Arten auch die gleiche Beschaffenheit. Nur Aequorea macht eine Ausnahme, da bei ihr die fragliche Zellenschicht so mächtig wie bei keinem andern uns bekannten Objecte ausgeprägt ist. Auf Schnitten durch die Subumbrella erhält man bei Aequorea drei über einander liegende Zellenschichten (Taf. I, Fig. 18); zu äusserst das Epithel (d), dann die Muskelzellen (mz) mit ihren contractilen Fibrillen (m), endlich die Entodermlamelle (el). Die Zellen der letzteren erscheinen cubisch und werden von der Muskelschicht wie von der Gallerte durch Stützlamellen getrennt, von denen die nach der Gallerte zu gelegene sehr fein ist und zwischen je zwei benachbarte Zellen scheidenartige Fortsätze entsendet. In Folge dieses Verhaltens sind die Zellengrenzen ausserordentlich deutlich sowohl auf Querschnitts- wie auf Flächenbildern, die man auch hier am besten an Macerationspräparaten durch Isolation erhält. Die Flächenbilder (Taf. I, Fig. 13) ergeben daher ein zierliches Mosaik polygonaler Zellen, die wie alle Zellen der Aequorea nur kleine Kerne enthalten. An dem Rande des Ringkanals (Taf. I, Fig. 15 el) und noch deutlicher an den Rändern der Radialkanäle (Taf. II, Fig. 22 A, el) schiebt sich die Entodermlamelle noch eine Strecke weit über das dorsale Epithel derselben fort. Zugleich wird sie immer dünner und schärft sich wie die Klinge eines Messers zu einer feinen Schneide zu. Von dem Epithel wird sie ebenfalls durch eine zarte Membran getrennt.

Die bedeutendste Abweichung von den bisher besprochenen Verhältnissen bieten uns die Ocellaten dar, bei welchen die von uns als Entodermlamelle bezeichnete Bildung schon von Allman (Tubularien pag. 114) und F. E. Schulze (Syncoryne Sarsii pag. 15—31) beobachtet, aber in anderer Weise gedeutet worden ist. Bei Sarsia tubulosa, welche die genannten Forscher untersucht haben, besteht die Glocke, um mit Schulze's Worten zu reden, „nicht aus einer compacten Masse, sondern aus zwei gesonderten, bis auf gewisse Verbindungslinien völlig von einander getrennten Blättern, einem dicken äusseren und einem dünnen inneren Blatt, welche sich unter Umständen, so z. B. bei jeder stärkern Contraction der Glocke, von einander abheben und grosse taschenförmige, mit heller Flüssigkeit gefüllte Hohlräume zwischen sich lassen. Die innere dünnere Lamelle hängt mit der äusseren dicken erstens oben an der Ursprungsstelle des Magenschlauches, zweitens am ganzen unteren freien Glockenrande und endlich in acht vom oberen Pol zum unteren Rande ziehenden Längslinien oder Zonen zusammen, von welchen letzteren vier den Radialkanälen entsprechen, die vier andern aber gerade in der Mitte zwischen je zwei Kanälen herablaufen. Es werden demnach von diesen beiden Umbrellablättern acht spalten- oder taschenförmige Hohlräume gebildet, welche durchaus nirgends mit dem Lumen des Gastrovascularapparates zusammenhängen und auch mit einander nicht communiciren." An dem äusseren dicken, von der Schirmgallerte gebildeten Blatte hat nun zuerst Allman auf der concaven inneren Seite eine Zellenlage, die schwer und nur unter besonders günstigen Umständen zu sehen sei, beobachtet, ohne sich indessen über ihre morphologische Bedeutung weiter zu äussern. Dann hat sich F. E. Schulze mit dieser Bildung und ihrer Deutung in seiner Schrift über Syncoryne Sarsii eingehend beschäftigt. Nach ihm wird das äussere Blatt des Schirms auf seiner den acht grossen spaltenförmigen Hohlräumen zugewandten Fläche von einer einschichtigen Lage grosser polygonaler platter Zellen bedeckt, welche sehr dünn und hell und daher schwerer erkennbar sind. Die zarte Zellenlage verbindet sich mit den Radialkanälen, die von aussen nach innen etwas abgeflacht und an der Verbindungsstelle in seitlich gelegene Kanten ausgezogen sind. Das dünne innere Blatt der Glocke findet F. E. Schulze aus 3 Lagen zusammengesetzt: 1) aus dem Epithel der Subumbrella, 2) aus der quergestreiften Ringmuskulatur, und 3) aus der Stützlamelle, welche die Spalträume nach

der Schirmhöhle zu begrenzt. Auf dieser konnte er eine ähnliche epithelartige Zellenlage wie an der Innenseite des Gallertblattes trotz besonderer Aufmerksamkeit nicht darstellen.

Bei der Deutung seiner bei Sarsia erhaltenen Befunde rechnet Schulze das zwischen den Radialkanälen ausgespannte Zellenhäutchen zu den Producten des Ektoderms und ist ferner geneigt, die acht Spalträume dem Coelom der höheren Thiere zu vergleichen, wobei er sich besonders darauf stützt, dass wenigstens an der einen Seitenwand dieser Spalten eine endothelartige Zellenschicht von ihm mit Sicherheit hätte nachgewiesen werden können.

Aehnliche Verhältnisse wie bei Sarsia kehren auch bei Oceania und Lizzia, den von uns untersuchten Medusen, wieder und sind sie daher vielleicht überhaupt für die ganze Ocellatenabtheilung charakteristisch, was durch ausgedehntere Untersuchungen noch festzustellen sein wird. Wenn man bei den genannten zwei Arten die Subumbrella von der Schirmhöhlenfläche aus betrachtet und den Tubus langsam auf die unterhalb der Stützlamelle gelegenen Theile einstellt, wird man eine der Stützlamelle in einiger Entfernung parallel verlaufende, dünne Protoplasmalage ansichtig werden, in welcher in weiten Abständen grosse runde Kerne eingebettet sind, die sich von den kleineren ovalen Kernen des Subumbrellaepithels sehr deutlich unterscheiden. Auf Durchschnitten (Taf. I, Fig. 7 el und Taf. III, Fig. 7 el) erscheint die Protoplasmalage als ein feiner doppeltcontourirter Streifen, in welchem die Nuclei allein von Stelle zu Stelle eine Anschwellung bedingen, und lässt sich an ihnen auch der Zusammenhang mit dem Epithel des Ringkanals und der Radialkanäle leicht constatiren. Beim Uebergang in den ersteren fanden wir die Membran nach der Schirmoberfläche zu in Falten gelegt, was zum Theil, aber gewiss nicht ganz durch die Schrumpfung bei der Erhärtung bedingt gewesen sein mag. Nach aussen vom Zellenhäutchen liegt die gewöhnliche Gallerte des Schirms, nach einwärts dagegen eine flüssige Substanz, über deren Beschaffenheit wir nichts Näheres aussagen können.

Bei einem Vergleich mit den Trachymedusen und Vesiculaten kann es keinem Zweifel unterliegen, dass das Zellenhäutchen, welches zwischen den Ernährungskanälen der Ocellaten ausgespannt ist, der Entodermlamelle der übrigen Craspedoten entspricht. Eine Abweichung ist hier nur dadurch gegeben, dass die Entodermplatte nicht unmittelbar der Stützlamelle der Subumbrella aufliegt, sondern durch einen variabeln, mit flüssiger Substanz erfüllten Zwischenraum getrennt ist.

Nachdem so der Nachweis geführt ist, dass in allen Abtheilungen der Craspedoten ein feines Zellenhäutchen vorkommt, welches die einzelnen Theile des Gastrovascularsystems unter einander verbindet, lässt sich nun weiter die Frage aufwerfen, wie die so auffällige Bildung entstanden ist und zu welchem der beiden primären Körperschichten oder Keimblätter sie hinzugerechnet werden muss? Wenn wir das Zellenhäutchen im Gegensatz zu F. E. Schulze, der es bei den Ocellaten als einen Theil des Ektoderms betrachtet, vom Entoderm ableiten, wie dies schon durch den Namen Entodermlamelle deutlich ausgedrückt ist, so werden wir hierzu durch mehrere Gründe bestimmt, die theils der Anatomie, theils der Entwicklungsgeschichte der Medusen entnommen sind.

Gegen einen Ursprung aus dem Ektoderm scheinen uns die Lagebeziehungen der Entodermlamelle zu sprechen; dieselbe wird nämlich auf der einen Seite durch die Stützlamelle vom Epithel der Subumbrella, auf der andern Seite durch die Gallerte vom Epithel der dorsalen Schirmfläche überall räumlich getrennt, dagegen hängt sie an ihren Rändern direct mit der epithelialen Auskleidung des Gastrovascularsystems zusammen und bildet dergestalt mit dem Ring- und den Radialkanälen eine vollständige Scheidewand, ein vollständiges entodermales Blatt zwischen dem Ektoderm der dorsalen und ventralen Seite. Ferner spricht gegen die ektodermale Natur des in Frage stehenden Zellenhäutchens der Umstand, dass bei Cunina sol maris die Axenzellen der Tentakeln, welche zu den

Entodermproducten gehören, wie wir im nächstfolgenden Abschnitt zeigen werden, sich aus ihm entwickeln.

Von noch grösserem Belang sind die Gründe, welche uns ein Studium der Entwicklungsgeschichte an die Hand gibt; aus Mangel eigener Beobachtungen stützen wir uns auf die Untersuchungen von Fol, Metschnikoff, Agassiz, v. Beneden und Allman. Diese Untersuchungen betreffen 1) die directe Entwicklung der Trachymedusen, 2) die auf dem Wege der Knospung erfolgende Entwicklung der Leptomedusen und 3) die Anlage der sessilen medusoiden Geschlechtsgemmen.

1) Nach den Beobachtungen von Fol[1]) und Metschnikoff[2]) besitzen die viertägigen Larven von Geryonia einen zusammenhängenden linsenförmigen Gastralraum, der anfangs allseitig geschlossen ist und dessen spätere aborale Wand durch Gallertausscheidung vom (dorsalen) Ektoderm getrennt ist, während seine orale Wand, in welcher der Mund nachträglich entsteht, unmittelbar an das (ventrale) Ektoderm angrenzt, welches hier verdickt ist und von Fol als orale Ektodermscheibe bezeichnet wird. Darauf nimmt der linsenförmige Gastralraum eine becherförmige Gestalt an, es buchtet sich seine orale Wand ein und legt sich der aboralen Wand dicht an, ein Vorgang, durch welchen zugleich auch die Schirmhöhle gebildet wird und die Larve im Grossen und Ganzen in die Medusenform übergeht. Um diese Zeit reicht also das Gastrovascularsystem, was uns besonders wichtig zu sein scheint, bis an den Rand des Schirms, an welchem die orale Ektodermscheibe, die das Subumbrellaepithel liefert, wulstförmig verdickt endet und an welchem nun auch die sechs primären Tentakeln hervorsprossen, deren Axenzellen vom Entoderm abstammen. Aehnliche Verhältnisse zeigt die Entwicklungsgeschichte von Aeginopsis mit dem Unterschied, dass hier die Larve mehr einem Hydroidpolypen als einer Meduse in ihrer Form gleicht.

Ueber die Bildungsweise der Radialkanäle machen weder Fol noch Metschnikoff nähere Angaben, doch scheint uns dieselbe aus den gegebenen Verhältnissen mit ziemlicher Sicherheit erschlossen werden zu können. Wenn wir sehen, dass bei den Medusenlarven ein zusammenhängender Magenraum bis an den Schirmrand reicht, wenn wir dann weiter sehen, dass bei den erwachsenen Medusen sich in gleicher Ausdehnung der Ringkanal und die Radialkanäle verbreiten und unter einander durch eine Zellenschicht verbunden sind, so spricht die überwiegende Wahrscheinlichkeit für die Deutung, dass der periphere Theil des Gastrovascularsystems der erwachsenen Thiere aus einer partiellen Verödung des ursprünglich vorhandenen einheitlichen Hohlraums hervorgegangen ist. Der Ringkanal und die Radialkanäle sind die allein offen gebliebenen Strecken, die dazwischen gelegene Entodermlamelle dagegen stellt die verödeten Theile dar und ist durch eine Verklebung und Verwachsung der aboralen und oralen Entodermwand entstanden. Der Umstand, dass die Lamelle nur aus einer sehr dünnen Zellenlage besteht, kann nicht gegen diese Erklärung sprechen, da man hierin mit Recht auch ein Anzeigen für den hohen Grad der eingetretenen Verschmelzung erblicken kann.

2) Einen weiteren Beweis für die Richtigkeit unserer Auffassung der Entodermlamelle finden wir in den Angaben, welche Louis Agassiz[3]) in seinem grossen Acalephenwerk über die Entwicklung der Hydroidmedusen durch Knospung gemacht hat. Nach ihm bildet sich am Stöckchen von

1) H. Fol, Ueber die erste Entwicklung des Geryonideneies. Jenaische Zeitschr. Bd. 7. 1873.

2) Elias Metschnikoff, Studien über die Entwicklung der Medusen und Siphonophoren. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 24. 1874.

3) Louis Agassiz, Contributions to the natural history of the United States. Bd. II. pag. 190—199.

Coryne mirabilis die Meduse zuerst als eine kleine hernienartige Ausstülpung, deren Wand aus zwei Schichten, dem Entoderm und dem Ektoderm, besteht. Das letztere verdickt sich am apicalen Pol und stülpt das Entoderm ein, so dass es die Form eines Doppelbechers annimmt, dessen Höhlung durch die Ektodermwucherung ausgefüllt wird. Die Wände des Doppelbechers verlöthen unter einander mit Ausnahme von vier Stellen, welche zu den vier Radialkanälen werden (Taf. III, Fig. 22); in diese kann man das Ernährungsfluidum eindringen und wieder austreten sehen. Jetzt entwickelt sich auch der Magen (Proboscis) der Meduse, indem am Grund des Doppelbechers die verdauende Cavität eine hernienartige Aussackung in den von der Ektodermwucherung erfüllten Raum treibt. Gleichzeitig höhlt sich der bisher solide centrale Ektodermpfropf in der Weise aus, dass eine Epithellage die Innenfläche des Doppelbechers und eine andere die Oberfläche der Proboscis überzieht (Taf. III, Fig. 21). Hiermit ist die Meduse im Wesentlichen fertig, der ventrale Magen, der noch nicht durch einen Mund nach aussen communicirt, der Schirm mit seinen nahe zusammen gelegenen Radialkanälen, zwischen welchen sich die verklebten Entodermwände befinden (Taf. III, Fig. 21 u. 22 el). Die letzteren, welche Agassiz in der Medusenanlage als middle wall benannt hat, sind offenbar der Entodermlamelle gleichwerthig, welche wir bei der ausgebildeten Meduse nachgewiesen haben. Den noch fehlenden Ringkanal lässt der amerikanische Forscher erst später durch Aushöhlung in der Dicke des middle wall dadurch entstehen, dass die Radialkanäle an ihren Enden sich nach beiden Seiten sinusartig erweitern und dass die benachbarten seitlichen Sinus sich bei ihrer Vergrösserung nähern und endlich unter einander verschmelzen.

Mit der Agassiz'schen Darstellung, welche unserer Auffassung vollständig entspricht, stimmen die neueren Untersuchungen von Allman (Tubularien pag. 76—78) und F. E. Schulze (Syncoryne Sarsii pag. 27—28) gerade in dem für uns wesentlichen Punkte nicht überein. Beide Forscher, von welchen der eine Corymorpha nutans, der andere Sarsia tubulosa untersucht hat, lassen, wie Agassiz, zuerst die Medusenanlage als eine einfache Aussackung der Leibeswand sich entwickeln und an der Spitze derselben „das Ektoderm eine kuglige Verdickung erfahren, durch welche der darunter gelegene Entodermsack so von vorn her eingestülpt wird, dass er Kelchform erhält." Von hier ab weichen sie von Agassiz ab, indem sie die vier Radialkanäle als taschenförmige Randausstülpungen des hohlwandigen Entodermkelches auftreten sehen. „Während diese Ausstülpungen, bemerkt F. E. Schulze, sich allmälig länger ausziehen, bleiben sie doch mit ihren Seitenrändern so dicht an einander gelagert, dass sie sich fast berühren und nur eine ganz dünne Zwischenlage, gleichsam eine Verbindungsnaht der äusseren und inneren Ektodermpartie, zwischen sich haben, entsprechend jener längslaufenden Verbindungslinie zwischen Gallert- und Muskelplatte der Umbrella, welche wir an der erwachsenen Qualle in der Mitte zwischen je zwei Radialkanälen herablaufen sahen. Von einer die Entodermtaschen seitlich verbindenden und mit dem Entoderm selbst zusammenhängenden soliden Gewebslage, wie sie Agassiz dargestellt und als Anlage seines middle wall bezeichnet hat, konnte ich niemals etwas wahrnehmen." F. E. Schulze lässt später die vier Radialkanäle beim Wachsthum der Meduse aus einander rücken und hierdurch die acht spaltenförmigen Hohlräume entstehen, welche bei der ausgebildeten Qualle zwischen dem Gallert- und dem Muskelblatte der Umbrella beobachtet werden.

Wenn wir nun trotz der anders lautenden Angaben von Allman und F. E. Schulze die Beschreibung von Agassiz für die richtige halten, so sehen wir uns hierzu durch zwei Gründe bestimmt; erstens erklärt seine Beschreibung das Vorhandensein der Entodermlamelle, welche Allman sowohl als F. E. Schulze unerklärt lassen, und zweitens spricht für die Richtigkeit seiner Beobach-

tungen die Entwicklung der Sporosacs, welche v. Beneden[1]) bei Hydractinia verfolgt hat und welche wir hier mit Recht wohl heranziehen dürfen, da die Sporosacs den Medusen homologe Gebilde sind.

3) Der Sporosac oder die sessile medusoide Geschlechtsknospe von Hydractinia erscheint zuerst als eine sackförmige Ausstülpung der Leibeswand und setzt sich daher aus einer Ektoderm- und einer Entodermlage zusammen. An der Spitze dieser Ausstülpung (Taf. III, Fig. 23) findet frühzeitig, wie es Agassiz, Allman und Schulze auch von der Medusenknospung angeben, eine Ektodermwucherung statt, welche das organe testiculaire v. Beneden's oder wenn wir den Sporosac auf die Meduse reduciren, die Subumbrella (ek^2) und das Ektoderm des Magenstiels (ek^3) (Proboscis, spadix) liefert. Es geschieht dies in der Weise, dass die Wucherung in den Entodermsack hineinwächst und sich, indem ein Spalt bemerkbar wird, in zwei dicht auf einander liegende Blätter, in ein inneres und ein äusseres Blatt sondert, welche sich bis fast an die Basis des Sporosacs ausdehnen und die Form eines Doppelbechers annehmen (Taf. III, Fig. 24 ek^2 u. ek^3). Durch das Hineinwachsen des Ektoderms wird der Entodermsack (Taf. III, Fig. 23 u. 24) in ein äusseres (el) und ein inneres Blatt (en) eingefaltet; das innere kleidet den Magenraum aus, das äussere umgibt als eine zusammenhängende Zellenschicht das organe testiculaire und wird von v. Beneden als lame medusoide bezeichnet. Diese letztere entspricht nun aber, wie uns eine genauere Vergleichung im letzten Abschnitt unserer Untersuchung lehren wird, dem middle wall von Agassiz oder der Entodermlamelle der ausgebildeten Meduse sammt Radial- und Ringkanälen. Wir haben also auch hier eine zusammenhängende Entodermschicht, die vom Magen bis an den Rand der dem Medusenschirm homologen Mesotheca reicht. Aehnliches zeigen die Abbildungen, welche Allman von den Sporosacs der Myriothela gegeben hat (Taf. III, Fig. 20). —

Erscheinungen, wie sie uns in der Differenzirung des Gastrovascularsystems bei den Craspedoten entgegengetreten sind, lassen sich auch in der zweiten grossen Abtheilung der Medusen, bei den Acraspeden erkennen, und mögen dieselben hier noch anhangsweise eine Besprechung finden.

Bei den niedrigst entwickelten, ephyraartig gestalteten Acraspeden, den Nausithoidae und den Pelagidae bildet das Gastrovascularsystem einen weiten centralen Hohlraum, den Magen, von welchem breite taschenförmige Aussackungen 1) in die breiten Lappen des Schirms und 2) zu den zwischen ihnen gelegenen Tentakeln ausstrahlen (Medusen Taf. X, Fig. 15 u. 18 ga). Die Aussackungen nehmen ihren Weg mitten durch die Gallerte des Schirms und trennen sie in eine dickere obere und eine dünne untere Platte. Bei den Aurelidae, den Rhizostomeae etc., welche sich in vielen Punkten ihrer Organisation von der Grundform der Acraspeden weit entfernt haben, fehlen die weiten Magentaschen und sind durch ein System schmaler anastomosirender Kanäle ersetzt, die in einer Ebene angeordnet bis in die Nähe des Schirmrands reichen, wo sie sich zu einer Art von Ringkanal vereinigen (Medusen Taf. X, Fig. 14, 16, 19). Die Kanäle werden unter einander durch eine einfache Lage stark abgeplatteter Zellen, durch eine Entodermlamelle, verbunden. Diese ist bei Aurelia leicht nachzuweisen, wenn man dicke Flächenschnitte durch den Schirm anfertigt und bei dem Schnitt, welcher das Gefässnetz enthält, auf den Zwischenraum zwischen den Gefässen den Tubus einstellt. Man erhält dann etwa denselben Anblick, wie bei den Ocellaten, man sieht eine dünne Protoplasmalage mit 11 μ grossen Kernen, die sich von den Kernen der protoplasmareichen Bindesubstanzzellen der Gallerte, welche darüber und darunter gelegen sind, leicht unterscheiden. Auf Querschnitten (Taf. I, Fig. 10 el) gewahrt man die Entodermlamelle als eine doppelt contourirte gerade Linie, welche sich zwischen den Seiten-

1) E. v. Beneden, De la distinction originelle du testicule et de l'ovaire. Bulletins de l'Académie royale de Belgique, 2me série, t. 37. 1874.

wänden (en) der Kanäle ausspannt und hie und da Verdickungen zeigt, die durch die Zellkerne bedingt sind. Oberhalb der Lamelle findet sich eine dickere, unterhalb eine dünnere Gallertschicht gerade so wie über der oberen und unter der unteren Seite der Magentaschen von Pelagia. Da nun Aurelia und überhaupt wohl jede Acraspede sich aus einer Ephyra mit weiten Magentaschen entwickelt, so kann das periphere Netz der Gastrovascularkanäle mit der zwischen ihnen sich ausbreitenden Entodermlamelle nicht anders als dadurch entstanden sein, dass die obere und untere Wand der Magentaschen partiell verlöthet sind und eine Anzahl schmälerer Kanäle zwischen sich freigelassen haben.

Die Entodermlamelle der Acraspeden ist schon früher von Kölliker beobachtet, aber als ein Netz von anastomosirenden Zellen in seinen Icones histologicae beschrieben worden. Besondere Aufmerksamkeit hat ihr neuerdings Claus in seinen Acalephenstudien (pag. 21 u. 22 etc.) geschenkt, an dessen Angaben sich die unsrigen bestätigend anreihen. Er findet bei Aurelia und Discomedusa eine zusammenhängende, stets einschichtige Zellenplatte, welche er wegen ihrer Beziehung zu den Gefässen und deren Verästelungen als Gefässplatte bezeichnet. Claus wirft hierbei die Frage auf, ob die Platte nicht erst einschichtig geworden ist und der Entstehung nach die Elemente der oberen und unteren gleichsam an einander gepressten Gefässwände in sich enthält. —

Da wir bei der Erklärung der Entodermlamelle auf die Genese des peripheren Theils des Gastrovascularsystems zu sprechen gekommen sind, so wird hier am besten die ergänzende Bemerkung noch Platz finden, dass neben der ursprünglichen Art der Kanalbildung, welche durch partielle Verlöthung eines zusammenhängenden Gastralraums erfolgt, noch eine zweite Art unterschieden werden muss, die wir als secundäre im Gegensatz zur ersteren, der primären, bezeichnen wollen. Sie wird dadurch charakterisirt, dass von den vorhandenen Hohlräumen aus Kanäle sich neu bilden; Aequorea und Carmarina bieten uns für diesen Bildungsmodus Beispiele dar. Bei Aequorea kommt die beträchtlich hohe Anzahl der Radialkanäle dadurch zu Stande, dass je grösser die Meduse wird, um so mehr neue Kanäle zwischen den primär angelegten vom Magen aus als Blindschläuche entstehen, die zum Schirmrand vordringen und mit dem Ringkanal secundär verschmelzen. Secundär bilden sich auch bei Carmarina vom Ringkanal, wenn das Thier erwachsen ist, die Centripetalkanäle. Alle diese Neubildungen nehmen ihren Weg — und dies ist für ihr Verständniss von Bedeutung — in der Entodermlamelle, wie dies ihre Lage beim erwachsenen Thier lehrt; mithin beruht das Wesen der secundären Gefässbildung darin, dass unwegsam gewordene Theile des ursprünglichen Gastrovascularsystems wieder wegsam werden.

3. Die Tentakelaxe.

Das Gewebe, welches die Tentakelaxe der Hydroiden und Medusen bildet, ist nach seiner histologischen Beschaffenheit und nach seinen genetischen Beziehungen zum Entoderm durch die Untersuchungen Allman's, Haeckel's, Kölliker's und F. E. Schulze's so genau bekannt, dass wir uns kurz fassen und namentlich von einer Widerlegung der Irrthümer, die lange Zeit auf diesem Gebiete geherrscht haben, Abstand nehmen können. Wir beschränken uns auf einen Ueberblick über die hauptsächlichsten Modificationen und werden nur da ausführlicher sein, wo wir Neues beobachtet oder unrichtige Anschauungen zu berichtigen haben. Bei der Darstellung werden wir den Gesichtspunkt durchzuführen versuchen, dass in der Tentakelaxe eine Zellenmasse gegeben ist, welche bei den einzelnen Medusen ihre functionelle Bedeutung verändert und dementsprechend auch eine immer klarer sich ausprägende histologische Umgestaltung erfährt.

Bei den Medusen entstehen die Tentakeln ausnahmslos am Schirmrand und behalten diese

Stellung auch in den meisten Fällen dauernd bei. Ihre Axe hängt hier fast stets mit dem Epithel des Ringkanals zusammen. Je nachdem nun der Hohlraum des Ringkanals sich in das Innere der Axe verlängert oder nicht, unterscheidet man zwischen hohlen und soliden Tentakeln. Der Unterschied ist kein scharfer, sondern wird durch Uebergangsformen vermittelt, da bei vielen, im Uebrigen soliden Tentakeln eine Ausstülpung des Ringkanals mehr oder minder weit in die bulbusartig verbreiterte Basis vordringt.

Phylogenetisch sind wohl die hohlen Tentakeln die älteren, da es sich leichter verstehen lässt, dass die soliden Tentakeln aus den hohlen als umgekehrt die hohlen aus den soliden entstanden sind. Ausserdem sind die hohlen Tentakeln die verbreiteteren, da sie nicht allein in der Classe der Hydromedusen vorkommen, sondern auch bei den übrigen Coelenteraten wiederkehren. Ihrem Bau nach sind sie nichts als blinde Aussackungen des Ringkanals; das Epithel, welches ihren axialen Hohlraum auskleidet, ist eine unmittelbare Fortsetzung des Epithels des Ringkanals und stimmt in seiner Beschaffenheit mit dem an die Subumbrella grenzenden Abschnitt desselben überein; es wird somit von Geisselzellen gebildet, die im contrahirten Zustand wenigstens um ein mehrfaches höher als breit sind; vom Ektoderm wird es durch eine Stützlamelle getrennt, die namentlich bei den Tentakeln von Carmarina recht ansehnlich ist (Taf. I, Fig. 14 s).

Die Axe der soliden Tentakeln besitzt, wenn wir von dem an den Ringkanal angrenzenden basalen Theil absehen, bei allen Medusen einen im Wesentlichen übereinstimmenden Bau und besteht aus einer einzigen Reihe von Zellen, die in longitudinaler Richtung wie die Stücke einer Geldrolle auf einander folgen. Nach der Tentakelspitze zu sind die Zellen kurze Cylinder von ungefähr gleicher Höhe wie Breite, nach der Basis zu werden sie flacher und können hier sogar, wie es die Figur 12 auf Tafel III von einer Cunina sol maris darstellt, die Gestalt flacher Scheiben annehmen. Ihre Form hängt ausserdem vom Contractionszustand des Tentakels ab, da eine Verkürzung desselben eine entsprechende Abflachung der Zellen bedingt.

Wie schon von verschiedenen Forschern, namentlich aber von F. E. Schulze[1]) hervorgehoben worden ist, sind die Axenzellen der Tentakeln pflanzenzellähnliche blasige Elemente, die von derben, gegen die Stützlamelle sich scharf absetzenden Membranen umhüllt werden. Soweit als zwei auf einander folgende Zellen sich berühren, verschmelzen ihre Membranen zu einer Scheidewand, die sich quer durch den von den Axenzellen eingenommenen Binnenraum des Tentakels ausspannt, so dass dieser aussieht wie aus einzelnen Kammern zusammengesetzt. Nirgends haben wir die Membranen so deutlich wie bei Cunina sol maris beobachten können, bei der sie wegen ihrer Festigkeit sogar die Isolation der Zellen ermöglichen. Hier werden sie durch Osmiumsäure gebräunt und zeigen dann in dem Theil, welcher an die nach dem Ektoderm zu gelegene Stützlamelle stösst, eine feine circuläre Streifung (Taf. III, Fig. 12 u. 13). Die einzelnen Streifen verlaufen streng einander parallel und sind haarscharf gezeichnet, ohne sich jedoch isoliren zu lassen; auf dem optischen und natürlichen Querschnitt gesehen (Fig. 13 A) bilden sie kleine in das Zellenlumen vorragende Vorsprünge in der Membran und sind somit Verdickungen derselben, die möglicherweise als eine besondere feinere Structur aufzufassen sind oder auch nur durch eine mit der Verkürzung in Zusammenhang stehende Faltung hervorgerufen werden.

Aehnliche Verhältnisse sind neuerdings von F. E. Schulze[2]) bei Spongicola fistularis auf-

1) F. E. Schulze, Cordylophora pag. 31.

2) F. E. Schulze, Spongicola fistularis, ein in Spongien wohnendes Hydrozoon. Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. XIII. pag. 812.

gefunden, aber in anderem Sinne gedeutet worden. An den mit Osmiumsäure im ausgestreckten Zustand erhärteten und darauf mit Picrocarmin gefärbten Armen dieses in seiner systematischen Stellung noch räthselhaften Hydrozoon sah der genannte Forscher „dicht unterhalb der Stützlamelle eine Zeichnung, welche ganz den Eindruck von feinen circulär verlaufenden Muskelfasern machte. Es zeigten sich nämlich daselbst in ziemlich gleichen Abständen circulär gerichtete, etwas rauhe Doppellinien und an dem Umschlagsrand kleine zackige Felder, welche wie optische Durchschnitte glatter Muskelfasern aussahen; doch gelang es nicht, diese inneren circulären Fasern zu isoliren." Uns scheint es wahrscheinlicher, dass auch bei der Spongicola die Zeichnung durch Verdickungen der Membran und nicht durch Muskelfibrillen bedingt ist.

Der Inhalt der Axenzellen besteht fast ausschliesslich aus einer wasserklaren Masse, die in keinem Reagenz gerinnt oder sich färbt und daher wahrscheinlich eine Flüssigkeit ist. Die Menge des Protoplasma ist sehr gering und auf einen dünnen, häufig nicht einmal nachweisbaren Wandbeleg und ein durch das Innere sich ausspannendes Netzwerk von Fäden reducirt. Bei den meisten Medusen — z. B. bei allen Aeginiden — ist sogar an Stelle eines verästelten Fadenwerks ein einziger Protoplasmastrang vorhanden, der sich zwischen den Mittelpunkten der als Querscheidewände fungirenden Theile der Zellmembranen ausspannt und nur selten seitliche Aestchen abgiebt. An seinen beiden Enden verbreitert er sich und geht in die den flüssigen Inhalt umgebende dünne protoplasmatische Wandschicht über. Die Protoplasmastränge der einzelnen Zellen liegen in einer einzigen Linie und setzen somit scheinbar einen continuirlichen in der Längsaxe des Tentakels verlaufenden Faden zusammen, der in Wahrheit jedoch durch die Querscheidewände in so viel Theile, als Zellen vorhanden sind, zerlegt wird.

Der Kern der Zelle findet sich in einem der stärkeren Stämmchen des den Binnenraum durchziehenden Fadennetzes oder im Innern des geschilderten Protoplasmastrangs und ist gewöhnlich ein ovaler Körper mit deutlichem Nucleolus. Bei den Aeginiden sind fast in jeder Zelle zwei Kerne vorhanden und in derselben derart vertheilt, dass der eine im peripheren, der andere im centralen verbreiterten Ende des axialen Strangs liegt. Die Kerne zweier auf einander folgender Zellen sind daher einander genähert und werden nur durch die das Septum bildenden Zellmembranen getrennt. Seltener liegen die Kerne einer Zelle dicht bei einander in der Mitte des Axenstrangs, bald neben, bald hinter einander und dabei so fest zusammengepresst, dass ihre sich berührenden Flächen abgeplattet sind. Am seltensten findet man nur einen Kern in einer Zelle, der dann ebenfalls die Mitte des Axenstrangs einnimmt. — Alle diese verschiedenen Bilder müssen wohl auf Theilungszustände der Zelle bezogen werden.

Der Protoplasmastrang der Tentakelaxe der Cuninen ist früher fälschlich für einen Muskel gehalten worden. Dieser Irrthum wurde später von Haeckel[1]) und Fritz Müller[2]) berichtigt, welche eine in den wichtigsten Punkten zutreffende Darstellung gegeben haben. Haeckel sowie auch Kölliker[3]) rechnen das Gewebe der Tentakelaxe zu den Bindesubstanzen und erblicken in ihm mit Recht die feste Stütze der Fangfäden. Von dieser seitdem zur allgemeinen Geltung gelangten Auffassung ist neuerdings ganz unbegründeter Weise Eimer[4]) abgewichen, indem er die Ansicht ausspricht,

1) E. Haeckel, Geryoniden pag. 106 und pag. 272.

2) Fritz Müller, Cunina Koellikeri. Archiv f. Naturgeschichte. 27. Jahrg. Bd. I. pag. 44. 1861.

3) A. Kölliker, Icones histiologicae.

4) Th. Eimer, Ueber künstliche Theilbarkeit und über das Nervensystem der Medusen. Archiv f. mikroskop. Anat. Bd. XIV. pag. 405.

„dass die im Inneren der Tentakel von Craspedoten vorkommenden verzweigten Zellen, wie sie bei manchen Formen als Knorpelzellen beschrieben worden sind, ihren Eigenschaften nach, wenigstens da, wo er sie untersucht habe, nicht als solche, sondern als Nervenzellen betrachtet werden müssen, welche dann wohl gleich den Zellen des Spangennerven aus dem Schirmrandring als Wucherung des Ektoderms herstammen möchten."

Von besonderem Interesse sind die Beziehungen, in welche das geschilderte Gewebe der Tentakelaxe an der Basis der Tentakeln zum Epithel des Ringkanals tritt; man kann hier dreierlei verschiedene Typen unterscheiden.

Zum ersten Typus rechnen wir die Tentakeln, die sich am nächsten an die hohlen Tentakeln anschliessen, indem ihre Basis sich verbreitert und eine Ausstülpung des Ringkanals in ihr Inneres aufnimmt. Wie zur Genüge bekannt ist, geht hier die einreihige Anordnung der Axenzellen zunächst in eine zweireihige über und die zwei Reihen von Zellen setzen sich dann in eine mit Geisseln bedeckte Epithelschicht fort, welche den mit dem Ringkanal communicirenden Hohlraum auskleidet. Als Beispiele für diesen ersten Typus nennen wir die Tentakeln von Lizzia.

Den zweiten Typus bilden die bleibenden Tentakeln der Trachynemiden und die Larvententakeln der Geryoniden. Bei den Trachynemiden treten die Axenzellen in einreihiger Anordnung bis an den Ringkanal heran; die am meisten basalwärts liegende Zelle ist gleichsam der Schlussstein, der den Ringkanal nach oben begrenzt. Da das Lumen des letzteren nicht sehr bedeutend ist und ungefähr den Durchmesser einer Axenzelle besitzt, so gewinnt es auf einem Durchschnitt, wie wir einen solchen in Figur 11 der Tafel III unserer früheren Arbeit abgebildet haben, den Anschein, als sei der Hohlraum des Ringkanals die letzte Zelle in der Reihe.

Die Larvententakeln der Geryoniden erheben sich oberhalb und in einiger Entfernung vom Schirmrand; ihre Axenzellen gehen hier in einen von Haeckel (Geryoniden pag. 103) zuerst beobachteten und als Knorpelstab gedeuteten Zellstrang über, der die Verbindung mit dem Schirmrand herstellt. Die Zellen sind kleiner und protoplasmareicher als die Axenzellen der Tentakeln, sie liegen anfänglich in zwei, später in mehreren Reihen neben einander und gehen schliesslich continuirlich in das Epithel des Ringkanals über und nicht, wie Haeckel es darstellt, in den Zellenwulst, der früher mit Unrecht als Knorpelring bezeichnet wurde, thatsächlich aber sich aus eigenthümlich modificirten Nesselzellen zusammensetzt. Eine genaue Abbildung dieser Verhältnisse haben wir schon früher gegeben (Medusen Taf. IV, Fig. 8 u. 9) und können wir hier auf dieselbe verweisen.

Dem Gesagten zufolge besteht das Eigenthümliche der Geryonidententakeln darin, dass sie ihren Ursprungsort verlassen haben und am Schirm aufwärts gerückt, hierbei aber mit ihrem Mutterboden, dem Epithel des Ringkanals, durch einen Zellstrang in Verbindung geblieben sind. Wenn später die Larvententakeln verloren gehen, bleibt dieser Zellstrang allein erhalten und giebt als „Mantelspange" (Haeckel) die Grundlage für das reichliche Nessel- und Sinnesepithel des Nesselstreifens ab.

Wir müssen hier einen Irrthum berichtigen, in den Eimer (Nervensystem der Medusen pag. 403) bei der Schilderung der Mantelspangen der Geryoniden kürzlich verfallen ist. Eimer beschreibt an jedem Sinnesbläschen ein Ganglion, das „mit dem Ringnerven nichts zu thun hat" und sich nach oben in einen zuerst mehrreihigen, dann einreihigen Zellenstrang fortsetzt. Die Zellen sollen seitlich Fäden abgeben, die gemischt mit solchen, welche direct vom Ganglion kommen, den Spangennerven bilden. Eimer würde diesen Irrthum vermieden haben, wenn er sich auf Querschnitten von dem Zusammenhang seines vermeintlichen Ganglion und des dem Nervensystem angeblich zugehörenden Zellstrangs mit dem Epithel des Ringkanals überzeugt hätte.

Die Larvententakeln der Geryoniden leiten uns zum dritten Typus über, wie er in der Familie der Aeginiden entwickelt ist. Die Tentakelbasis der Aeginiden weicht sowohl durch den Ort, an dem sie sich mit dem Medusenschirm verbindet, als auch durch die Art, in welcher dies geschieht, von Allem, was hierüber bei den Medusen bekannt ist, in ganz auffälliger Weise ab.

Was den Ursprungsort anlangt, so haben im Allgemeinen die früheren Forscher eine richtigere Auffassung vertreten als die der Neuzeit. Während Eschscholtz, J. Müller, Gegenbaur u. A. angaben, dass die Tentakeln oberhalb des Schirmrands in die Gallerte eingepflanzt sind, stellten Fritz Müller und Haeckel die Ansicht auf, dass sie wie auch bei anderen Medusen am Schirmrand sitzen, dass dieser jedoch entsprechend ihrer Basis eingekerbt sei und dass die bis zur Tentakelbasis vordringenden Kerben vom Velum überbrückt würden.

Wie wir an einem anderen Ort (Medusen pag. 12 u. f.) gezeigt haben, sind die Verhältnisse folgendermaassen beschaffen. Die Tentakeln liegen oberhalb des Schirmrands, der ihnen gegenüber geringfügige Einbuchtungen zeigt. Von den Einbuchtungen verlaufen zu den Tentakelbasen tiefe, die ganze Dicke der Gallerte durchsetzende Furchen, die Radialfurchen, unter denen jedoch die Subumbrella erhalten bleibt. Das Velum reicht nicht bis an die Tentakeln heran, sondern hört wie auch sonst am Nervenring auf, der in gleicher Weise wie der Schirmrand nur wenig eingebuchtet ist. Man kann daher sagen, dass die Tentakeln der Aeginiden, vom Schirmrand aus die Gallerte durchschneidend, nach aufwärts und der Mitte der Glocke zu gewandert sind und somit eine Lageveränderung erfahren haben, wie sie bei den Larvententakeln der Geryoniden zum Theil schon eingetreten ist. Bei den in vieler Hinsicht ursprünglicheren Cuninen haben sie auf ihrer Wanderung den Rand der Magentaschen erreicht, bei Aeginopsis Mediterranea sind sie noch höher emporgerückt und werden sie hier nur noch durch einen schmalen Zwischenraum in der Mitte des Schirms von einander getrennt. Auf die geschilderte Lageveränderung der Tentakeln, die sich übrigens, wie wir später sehen werden, entwicklungsgeschichtlich beweisen lässt, muss die eigenthümliche Umformung der Schwimmglocke der Aeginiden zurückgeführt werden.

Die Befestigungsweise der Tentakelbasis und ihre Beziehungen zum Gastrovascularsystem sind durch die bisherigen Untersuchungen noch nicht genügend aufgeklärt worden. Es liegen hier eigenthümliche, in histologischer Hinsicht sehr interessante Einrichtungen vor.

F. Müller (Cunina Koellikeri pag. 44) und E. Haeckel (Geryoniden pag. 272) haben zuerst nachgewiesen, dass die Tentakelaxe an der Basis anschwillt, indem die einreihige Anordnung der Axenzellen in eine mehrreihige übergeht. Die neben einander gelagerten, sehr flachen und relativ kleinen Zellen stossen in der Mittellinie zusammen und enthalten da, wo sie an einander grenzen, ihren Kern und die Hauptmasse ihres Protoplasma, so dass auch hier ein axialer Strang entsteht, welcher die Verlängerung des den Tentakelstamm durchsetzenden Strangs bildet, sich vor ihm aber durch seine grössere Breite und namentlich durch seinen Reichthum an Kernen und Protoplasma unterscheidet. Der letztgenannte Umstand, sowie die ansehnliche Zahl und die Kleinheit der Axenzellen machen es wahrscheinlich, dass an der Basis eine Art Wachsthumszone für den Tentakel besteht.

Der angeschwollene Abschnitt der Tentakelbasis liegt zum grössten Theil noch ausserhalb der Schirmgallerte, verlängert sich aber in das Innere derselben mit einem nach dem Ende zu kegelförmig zugespitzten Fortsatz, welcher schon von Eschscholtz beobachtet worden ist und später unter dem Namen Tentakelwurzel von Gegenbaur, F. Müller und besonders ausführlich von Haeckel geschildert wurde.

Nach Haeckel's Angaben „ist die Tentakelwurzel ein gestreckt kegelförmiges Knorpelstück,

so lang als eine Magentasche oder länger. Von ihrer breiten Basis an, welche in den äusseren freien Tentakeltheil übergeht, verschmälert sie sich allmälig bis zu ihrem inneren fein zugespitzten conischen Ende, welches gewöhnlich etwas hakenförmig nach einer Seite gekrümmt ist." „Sie besteht aus wenigen (10—15) hyalinen Knorpelzellen, welche in einer einzigen Reihe hinter einander liegen und durch quere Septa getrennt sind. Die Grösse der Knorpelzellen nimmt von aussen nach innen zu ab. Die Kerne derselben sind gewöhnlich entweder in der Mitte eines cylindrischen Protoplasmastrangs eingeschlossen, welcher in der Längsaxe der Zelle verläuft, oder von einem strahlenden sternförmigen Protoplasmahof umgeben. Die Knorpelkapseln sind meist dünnwandiger als an dem Tentakelstamme."

Was Haeckel hier richtig geschildert hat, ist indessen nur ein Theil und zwar der Axentheil der Tentakelwurzel; derselbe wird, wie wir gefunden haben, ausserdem noch von zwei Hüllen umgeben, einer Stützlamelle und einer zelligen Scheide. Die Stützlamelle ist eine feste Membran und verlängert sich in die Stützlamelle des Tentakelstamms, der sie an Dicke jedoch nicht gleichkommt. Sie überzieht handschuhfingerartig die Axenzellen und ist namentlich da, wo diese sich in Folge von Schrumpfung zurückgezogen haben, wie es besonders an Macerationspräparaten geschieht, deutlich sichtbar. Haeckel hat sie, nach seinen Abbildungen zu schliessen, zu den Axenzellmembranen, die beiläufig bemerkt keine circuläre Streifung erkennen lassen, zugerechnet. Der Festigkeit der Stützlamelle ist es zuzuschreiben, dass man an macerirten Aeginiden durch einen vorsichtig auf den Tentakel einwirkenden Zug die Wurzel aus der Gallerte unverletzt herausziehen kann wie die Zahnwurzel aus ihrer Alveole.

Die zellige Hülle oder die Wurzelscheide liegt nach aussen von der Stützlamelle und ist ein ausserordentlich dünnes Zellenhäutchen, das wie die endothelialen Ueberzüge am leichtesten an den in ihm enthaltenen, durch weite Abstände getrennten Kernen erkannt werden kann (Taf. III, Fig. 17 u. 18 l), während die feinkörnige Schicht der Zellenkörper auf Querschnitten meist nur wie eine zarte Contour erscheint. Nichts desto weniger findet man stellenweise zwei Kerne über einander, so dass es aussieht, als bestände die Wurzelscheide aus zwei gegen einander gepressten epithelialen Blättern.

An der Stelle, wo die Wurzel in den frei hervortretenden Stamm des Tentakels übergeht, setzt sich die Scheide in das Epithel fort, welches auf der einen Seite als ein hohes Cylinderepithel den Tentakel, auf der andern Seite als ein dünnes Plattenepithel die Schirmgallerte bedeckt (Fig. 17). Sie ist somit ein Ektodermproduct, welches die aus dem Entoderm stammenden Axenzellen umhüllt. Ob diese Umhüllung überall eine vollständige ist oder an irgend einer Stelle eine Unterbrechung erfährt, ist bei der Zartheit des Gebildes schwer zu entscheiden, uns schien es aber, als ob sie an keiner Stelle der Oberfläche der Tentakelwurzel fehle.

Bei Cunina rhododactyla ist nach Haeckel „die Tentakelwurzel ringsum von der Gallertmasse des Mantels umschlossen, mit Ausnahme der unteren Fläche, welche in ihrer ganzen Länge an der oberen Wand der radialen Magentasche aufgewachsen ist." Nach unseren Untersuchungen dagegen ist sie auch von dem Epithel der Magentasche mehr oder minder vollständig durch Gallerte getrennt. Bei Cunina lativentris ist die trennende Gallertschicht wenig entwickelt und fehlt sogar an der Stelle, an der die Tentakelbasis in die Tentakelwurzel übergeht. Dieselbe Stelle war auch bei Cunina sol maris (Taf. III, Fig. 8) der Magentasche am meisten genähert, während das conisch zugespitzte Ende der Wurzel hakenförmig umgebogen in die Gallertmasse hineinragte. Am eigenthümlichsten verhält sich Aeginopsis Mediterranea, bei der sich, wie erwähnt, der Tentakel eine ganze Strecke oberhalb des Magens mit der Schwimmglocke verbindet. Hier biegt sich die Wurzel gegen den Stamm im spitzen Winkel um, verläuft dann eine Strecke unter der Radialfurche bis an die obere Wand der Magentasche,

um abermals eingeknickt über diese eine sehr kurze Strecke hinzuziehen. Hier berührt sich somit die Spitze der Tentakelwurzel, die sonst vom Magen weit getrennt ist, mit der Wandung desselben oder ist höchstens nur durch eine dünne Gallertschicht von ihr getrennt.

Was wir über den Bau und die Befestigung der Tentakeln der Aeginiden ermittelt haben, berechtigt uns zu dem Schluss, dass die Axenzellen derselben mit dem Epithel des Gastrovascularsystems nicht zusammenhängen, sondern von ihm durch die Stützlamelle und wahrscheinlich auch durch die Wurzelscheide und die Gallerte allerorts getrennt werden; dagegen lässt sich auf entwicklungsgeschichtlichem Wege beweisen, dass sie ebenso wie bei allen anderen Medusen aus dem Entoderm stammen. Dies geht einmal aus dem Studium der Larven von Aeginopsis und Cunina hervor, bei denen, wie Metschnikoff[1]) gezeigt hat und wir selbst öfters zu beobachten Gelegenheit hatten, die blasigen Zellen der Tentakelaxe unmittelbar in die Zellenmasse übergehen, welche die noch einheitliche Magenhöhle fast ganz ausfüllt. Ferner kann man sich aber auch davon an älteren fast geschlechtsreifen Thieren überzeugen, da bei denselben lange Zeit über eine Vermehrung der Tentakeln stattfindet.

Wir haben eine junge Tentakelanlage bei einer Cunina sol maris auf Querschnitten genauer untersucht. Sie lag ganz in der Nähe des Schirmrandes, mit dem sie durch einen sehr kurzen Radialstrang verbunden war, während sie durch einen grossen Zwischenraum von dem Rand des Magenraums, an dem die fertigen Tentakeln entspringen, getrennt wurde. In diesem Zwischenraum war die Gallerte in gewöhnlicher Weise vorhanden. Die Anlage (Taf. I, Fig. 17) war ungefähr 0,1 mm gross und bestand aus einem Strang von Axenzellen, welcher von einer Stützmembran umgeben und nach aussen von einem hohen Cylinderepithel bedeckt wurde. Die Axenzellen waren kleine, plattgedrückte, über einander geschichtete Elemente, deren Körper ausser dem grossen Kern nur spärliche Mengen von Protoplasma besass. Sie bildeten eine einzige Reihe oder lagen zu zweit neben einander, indem sie sich dann mit keilförmig zugespitzten Rändern in einander schoben. An der Basis des Tentakelchens gingen sie in einen Strang über, der quer durch die Gallerte und von derselben durch eine Stützlamelle getrennt zur Entodermlamelle verlief und mit derselben verschmolz.

Aus diesen entwicklungsgeschichtlichen Beobachtungen können wir zweierlei entnehmen: 1) dass die Tentakeln am Schirmrand entspringen, und erst später nach dem Centrum der Scheibe hin verlagert werden; 2) dass ihre Axenzellen aus dem Entoderm stammen. Wahrscheinlich werden die Axenzellen ursprünglich von dem Zellstrang aus erzeugt, der am Schirmrand von Cunina sol maris als das Rudiment des Ringkanals verläuft. Bei der später eintretenden Ortsveränderung bleiben sie zunächst mit der Entodermlamelle in Zusammenhang, als deren verdickten Rand wir jenen marginalen Zellstrang auffassen können. Um welche Zeit später die Axe des jungen Tentakels ihren Zusammenhang mit dem Entoderm aufgiebt, können wir nicht bestimmen.

Die Tentakeln der Aeginiden kann man als Endglieder einer Umbildungsreihe betrachten, die sich in folgender Weise im Zusammenhang darstellen lässt: die Tentakeln waren ursprünglich hohle Ausstülpungen der Wandungen des Gastrovascularsystems und als solche mit einem Geisselepithel bekleidet. In dieser Form haben sie sich in vielen Fällen bei Medusen und Hydroiden erhalten. In anderen Fällen sind sie dadurch umgestaltet worden, dass der gastrovasculare Hohlraum verödete, auf die Basis der Tentakeln sich beschränkte und schliesslich ganz verschwand. Hierbei hat das Gewebe der Tentakelaxe eine Veränderung seiner Function und demgemäss auch eine Veränderung seiner

1) Metschnikoff, Studien über die Entwicklung der Medusen und Siphonophoren. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. XXIV. pag. 15.

histologischen Beschaffenheit erfahren. Das bei der Verdauung thätige Geisselepithel wurde zu einem Zellstrang, der nur noch als Ausfüllmasse diente und zur Festigkeit des Tentakels beitrug. Aus vollsaftigen verdauenden Zellen wurden so protoplasmaarme, derbwandige Stützzellen, die functionell in keinem Zusammenhang mehr mit dem Gastrovascularsystem stehend bei den Aeginiden schliesslich auch ihren anatomischen Zusammenhang mit demselben aufgegeben haben.

Wie ist es nun zu erklären, dass dieselben Bildungen das eine Mal den ursprünglichen Charakter beibehalten, das andere Mal eine abweichende Beschaffenheit angenommen haben, dass sogar in einem Falle, bei den Geryoniden, die nach unserer Ansicht secundären soliden Tentakeln wiederum durch die ursprünglicheren hohlen Tentakeln ersetzt werden?

Im Allgemeinen lässt sich hierauf nur antworten, dass die verschiedene anatomische Beschaffenheit der Tentakeln eine Folge ihrer verschiedenen functionellen Beziehungen und Aufgaben ist. Bestimmtere Anschauungen hierüber lassen sich nur vermuthungsweise äussern und durch einzelne für sie sprechende Thatsachen wahrscheinlich machen.

Die Tentakeln der Medusen dienen als Fangfäden und als Tastorgane. Die erstere Function kommt vornehmlich den hohlen, die letztere vornehmlich den soliden Tentakeln zu und kann in diesem verschiedenartigen Verhalten vielleicht der Grund zu der anatomischen Verschiedenheit gesucht werden. Für diese Auffassung scheint uns mancherlei zu sprechen. So besitzen nur die hohlen Tentakeln stets die Beweglichkeit, wie sie zum Einfangen und Umschlingen der Beute nöthig ist; die soliden Tentakeln dagegen sind meist wenig beweglich und starr, im Allgemeinen kürzer und in manchen Fällen, wie bei den Aeginiden, in grosser Entfernung vom Mund angebracht, was uns nur verständlich wird, wenn wir annehmen, dass sie vorwiegend, wenn nicht ausschliesslich zum Tasten dienen. Ferner sind bisher nur an soliden Tentakeln besonders modificirte Tastorgane beobachtet worden, wie die Tastborsten der Trachynemiden und die zwei Streifen eigenthümlicher Sinneszellen, die wir an den Tentakeln der Aeginiden gelegentlich beobachtet, aber nicht genauer untersucht haben.

Als besonders modificirte solide Tentakelchen ergeben sich die kleinen Kölbchen, welche in den Hörorganen der Aeginiden auftreten. Sie besitzen ebenfalls eine Axe von zwei oder mehr Zellen, die genetisch aus dem Entoderm stammen, im ausgebildeten Zustand aber sich von demselben vollkommen abgeschnürt und die Bedeutung von Otolithenzellen erworben haben. In unserer früheren Arbeit haben wir genauere Mittheilungen über sie gemacht und können wir daher hier auf dieselbe verweisen.

4. Die Gallerte.

Zwischen dem Epithel der Schirmoberfläche und der entodermalen Zellenschicht, wie sie durch das Epithel des Magens, der Radialkanäle und des Ringkanals und durch die Entodermlamelle dargestellt wird, liegt die Gallerte, eine je nach den einzelnen Medusen dickere oder dünnere, festere oder weichere Masse, die den Geweben des Körpers als Unterlage und Stütze dient. Von den beiden an sie angrenzenden Zellenschichten ist sie durch eine feine Stützlamelle getrennt, die zwar nur bei einigen Arten von uns beobachtet wurde, wohl aber in allen Fällen vorhanden ist. Die beiden Stützlamellen vereinen sich am Schirmrand mit der Stützlamelle der Subumbrella, um sich dann in das Velum hinein fortzusetzen.

Die Festigkeit der Gallerte wird durch Fasern erhöht, die sich zwischen dem Epithel der Schirmoberfläche und dem Entoderm ausspannen. Dieselben wurden zuerst von Max Schultze bei Acraspeden und von E. Haeckel bei Craspedoten beobachtet und späterhin von Kölliker und F. E. Schulze

wieder beschrieben, während sich Allman und Agassiz von ihrer Existenz bei Ocellaten nicht hatten überzeugen können. Sie sind bei allen Medusen vorhanden, die wir auf ihre Anwesenheit geprüft haben, unter den Craspedoten bei den Aeginiden, Geryoniden und Trachynemiden, bei den Vesiculaten: Aequorea, Mitrocoma, Phialidium und Octorchis, und bei den Ocellaten: Lizzia und Oceania; unter den Acraspeden gehören hierher Nausithoe, Aurelia und Pelagia. Wir halten es für wahrscheinlich, dass die Fasern wenigstens bei den Craspedoten allgemein verbreitet sind.

Die Beschaffenheit der Fasern ist selbst bei nahe verwandten Arten eine sehr wechselnde. Bei Cunina sol maris sind sie spärlich und nur mit Mühe zu erkennen, bei Cunina lativentris dagegen derb und scharf contourirt; ebenso sind sie unter den Geryoniden bei Carmarina hastata sehr deutlich, während sie bei der ganz nahe verwandten Liriope nur bei starken Vergrösserungen und engem Diaphragma wahrgenommen werden können. Das von Liriope Gesagte gilt auch für Aurelia, bei der uns eine Zeit lang die Existenz der Fasern sogar zweifelhaft erschien. Meist sind übrigens in der Gallerte desselben Thieres Fasern von verschiedener Dicke gleichzeitig vorhanden; die feinsten sind eben noch als doppelt contourirt zu erkennen, während die dickeren bei Cunina einen Durchmesser von 2 μ, bei Aequorea von 3 μ und bei Pelagia von 5 μ besitzen. Ihrer Form nach sind sie entweder drehrund oder plattgedrückt.

Bei der Mehrzahl der Craspedoten verlaufen die Fasern ungetheilt und von gleicher Dicke von einem Epithel zum anderen; sie beschreiben hierbei Zickzacklinien oder rollen sich korkzieherartig auf, ein Verhalten, das wohl, wie F. E. Schulze vermuthet, nur auf Rechnung der erhärtenden Reagentien zu setzen ist, während der Verlauf beim lebenden Thier gerade gestreckt ist. Bei Octorchis und Mitrocoma haben wir an verschiedenen Stellen, wenn auch vereinzelt, unzweifelhafte Verästelungen wahrgenommen, die unter spitzem Winkel erfolgten, ohne dass es jedoch hierbei zur Bildung von Anastomosen gekommen wäre, wie sie Haeckel für Carmarina schildert. Sehr zierliche Theilungsbilder ergeben die Fasern von Nausithoe. Dieselben sind ziemlich dick und zerfallen sowohl nach der Oberfläche des Schirms als nach der Subumbrella zu durch rasch auf einander folgende dichotome Theilung in feine besenreiserartige Faserbündel. Noch entwickelter als bei den genannten Medusen sind die Fasern bei Pelagia. Hier verästeln sie sich nicht allein, sondern verschmelzen und verflechten sich auch zu Netzen. Namentlich lösen sie sich auf der dorsalen Seite unter dem Epithel in ein dichtes Gewirr von Fäden auf, die sich nach allen Richtungen kreuzen und so der oberflächlichsten Gallertschicht eine grosse Festigkeit verleihen.

Während die Gallerte abgesehen von den Fasern meist structurlos ist, so finden sich bei einigen Acraspeden Zellen in ihr, die feine Ausläufer in sie hinein entsenden. Bei Aurelia liegen die Zellen entweder isolirt oder in Gruppen von zwei und vier oder auch in Reihen an einander. Unter den Craspedoten haben wir nur bei Rhopalonema Zellen in der Gallerte gefunden und zwar in sehr geringer Anzahl im Umkreis der Radialkanäle. Diese ihre Lagerung spricht dafür, dass sie aus dem Entoderm stammen. Das Gleiche gilt wohl auch für Aurelia, wir sind daher mit Claus (Acalephen pag. 38) der Ansicht, dass die Gallerte ein Product des Entoderms ist, und haben wir sie von diesem Gesichtspunkt aus beim Entoderm abgehandelt.

Dritter Abschnitt.

Die Stellung der Medusen zur Keimblättertheorie.

Auf den vorhergehenden Seiten haben wir die Medusen bei der Schilderung ihrer Gewebe als zweiblättrige Organismen betrachtet und dem entsprechend der ganzen Darstellung die Eintheilung in Ektoderm und Entoderm zu Grunde gelegt. In der That lässt sich nicht bestreiten, dass eine solche Eintheilungsweise sich in vieler Hinsicht am meisten empfiehlt, einmal weil die Mehrzahl der Medusen nur zwei Körperschichten besitzt, und zweitens weil unter allen Umständen die Gewebe auf eines der beiden primären Keimblätter zurückgeführt werden können. Auf der anderen Seite muss aber im Auge behalten werden, dass bei einer wenn auch relativ kleinen Zahl der Medusen ein höherer Differenzirungsgrad erreicht wird, indem zwischen Entoderm und Ektoderm sich ein unzweifelhaftes Mesoderm entwickelt. Die Bildungsweise desselben verdient unsere besondere Beachtung. Denn die Frage nach dem Ursprung des Mesoderms ist eine wahre Achillesferse in der modernen Entwicklungsgeschichte; sie schliesst bei den höheren Thieren die Frage nach dem Ursprung der wichtigsten und mannichfaltigsten Gewebscomplexe ein, durch deren Ausbildung nicht zum kleinsten Theil die höhere oder niedere Entwicklung in der Organisation der Thiere bedingt wird. Solche Fragen können nicht durch einseitiges Studium der Ontogenese höherer Thiere gelöst werden, sondern nur dadurch, dass man von unten mit den einfacheren Organismen beginnt und von diesen zu den höheren emporsteigt. Für die Erkenntniss der Genese des Mesoderms müssen daher Thiere, bei denen dasselbe gleichsam im Status nascens sich befindet, wie die Zoophyten, als Ausgangspunkt gewählt werden.

Bei der anatomischen Schilderung der Zoophyten gehen die Ansichten über das, was man als Mesoderm zu bezeichnen hat, sehr wesentlich aus einander. Einige Forscher, wie z. B. E. v. Beneden[1]), nennen schon die Stützlamelle der Hydroiden mit der ihr aufliegenden Schicht von Muskelfibrillen ein Mesoderm, während andere wieder, wie Haeckel[2]), nur da von einem Mesoderm sprechen, wo sich zwischen Ektoderm und Entoderm eine mit Zellen versehene Zwischenschicht eingeschoben hat. Diese Verschiedenheit der Ansichten ist in der Natur der Verhältnisse begründet. Wie alle Theile der Organismen, so ist auch das Mesoderm nicht plötzlich, sondern allmählich entstanden, und es ist nur Sache der Begriffsbestimmung, wo man die Grenze, die ja stets nur eine künstliche sein kann, ziehen will.

Wir stimmen Haeckel bei, wenn er es als ein Erforderniss für die Aufstellung eines besonderen Keimblattes betrachtet, dass die Gewebsschicht den übrigen Gewebsschichten gegenüber eine

1) E. v. Beneden, Recherches sur les Dicyemides, survivants actuels d'un embranchement des Mésozoaires. Bulletins de l'Académie Royale de Belgique, 2me sér. t. XLI. no. 6 et t. XLII. no. 7. pag. 90 des Separatabdrucks.

2) E. Haeckel, Nachträge zur Gastraeatheorie. Jenaische Zeitschrift Bd. XI. pag. 75.

gewisse Selbstständigkeit in ihrem Wachsthum behauptet. Hierzu ist zweierlei erforderlich: 1) dass sie ihre eigenen Lebensherde, d. h. ihre eigenen Zellen enthält; 2) dass diese Zellen nicht mehr mit den Zellen von einem der beiden Keimblätter zusammenhängen, sondern ein abgelöstes, in sich wachsendes Ganze darstellen.

Wenn wir von diesem Gesichtspunkt ausgehen, so können wir nur folgende drei Gewebe bei den Medusen zum Mesoderm rechnen: 1) die Gallerte in allen den Fällen, wo in ihr Zellen eingeschlossen sind, wie bei Aurelia; 2) die Axenzellen der soliden Tentakeln, wo sie wie bei den Aeginiden nicht mehr continuirlich in das Epithel des Gastrovascularsystems übergehen, sondern abgeschnürt sind und in einer zellenreichen basalen Anschwellung ihre selbstständige Wachsthumszone, ihr Cambium, besitzen; 3) die subumbrellare Muskellamelle der Aequorea und Mitrocoma, weil dieselbe mit besonderen Muskelkörperchen ausgestattet ist und von dem Ektodermepithel durch eine Stützlamelle getrennt wird. Dieser letzteren Bildung schliesst sich dann ausserdem noch der Muskelstrang an, der in der Gallerte des Scyphistoma und der Lucernaria in longitudinaler Richtung verläuft. Wir erwähnen denselben nur anhangsweise, da wir seine Beschaffenheit nicht selbst untersucht haben.

Bei den Medusen kann man Schritt für Schritt verfolgen, wie die genannten drei Theile des Mesoderms aus den beiden primären Keimblättern entstanden sind. Das Gallertgewebe betrachten wir als ein Product des Entoderms; beim Hydroidpolypen durch die Stützlamelle repräsentirt, wächst es bei der Meduse zu solcher Mächtigkeit heran, dass es schliesslich besonderer ernährender Zellen bedarf, welche sich, wie wohl kaum zweifelhaft sein kann, ebenfalls vom Entoderm herleiten. Die Gallerte entsteht also, wie so manche Bindesubstanzformen, zuerst als Secret einer epithelialen Zellenschicht, in welches erst später Zellen eingeschlossen werden. Einen ganz analogen Fall kennen wir von der Gallerte der Echinodermenlarven. Dieselbe bildet sich kurz nach der Gastrulaeinstülpung zwischen der Zellenschicht der Körperoberfläche und derjenigen des Darms; anfangs zellenlos erhält sie aus letzterer später ihr Zellenmaterial, indem successive Entodermzellen auswandern, wie dies zuerst Hensen[1]) bei Seesternlarven und später Selenka[2]) bei Larven von Holothurien beobachtet haben und wir selbst für Asteracanthion bestätigen können.

In anderer Weise vollzieht sich die Bildung des mesodermalen Knorpelstrangs der Tentakeln, in welchem wir eine zweite Art Stützsubstanz vor uns haben. Auch dieses Gewebe ist, wie wir oben gezeigt haben, aus dem Epithel des Gastrovascularsystems hervorgegangen. Die zahlreichen Uebergangsstadien, die uns diesen Process veranschaulichen und bei den verschiedenen Arten der Medusen repräsentirt sind, lehren uns, dass die Veränderung der Function und der histologischen Beschaffenheit das Primäre ist, indem die ursprünglich als Epithel fungirenden entodermalen Zellen zu einem Stützgewebe schon zu einer Zeit umgewandelt sind, wo sie noch mit dem Epithel des Gastrovascularsystems zusammenhängen; ihre morphologische Sonderung, ihre Ablösung vom Entoderm, ist erst ein später sich vollziehender Process, der nur in der Familie der Aeginiden zum Abschluss gelangt. Man kann daher sagen, dass hier die Mesodermbildung eine Folge der histologischen Differenzirung des Entoderms ist.

Die Umbildung der Entodermzellen zu einer Art Knorpel oder besser einer Art von blasiger

1) V. Hensen, Ueber die Entwicklung des Gewebes und der Nerven im Schwanze der Froschlarve. Virchow's Archiv Bd. XXXI. pag. 53.

2) E. Selenka, Zur Entwicklung der Holothurien. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. XXVII. pag. 160.

Bindesubstanz, wie sie uns bei den Medusen entgegentritt, bietet viele Vergleichspunkte zur Genese eines der wichtigsten Organe des Wirbelthierkörpers, der Chorda. Wie die Tentakelaxe der Medusen besteht auch die Chorda aus grossblasigen, derbwandigen Zellen und entwickelt sich nach den neueren übereinstimmenden Angaben der verschiedensten Autoren ebenfalls vom Entoderm aus. Der Unterschied in der Bildungsweise beider Organe beschränkt sich darauf, dass der stabförmige Körper der Chorda der Länge nach sich abschnürt, während die Tentakelaxe als ein seitlicher Auswuchs hervorwuchert.

Das dritte Gewebe, welches bei einzelnen Medusen zur Bildung des Mesoderms beizutragen hat, ist das Muskelgewebe. Im Gegensatz zu der Gallerte und den Axenzellen der Tentakeln bilden sich die Muskelfasern im Ektoderm und behalten auch bei den meisten Medusen diese ihre primitive Lagerung bei; erst secundär treten sie ins Mesoderm über, so dass auch hier die histologische Differenzirung das Primäre ist. Wir haben früher die Processe, welche die ektodermale Muskulatur zu einer mesodermalen machen, näher erläutert und sind dabei zu dem Resultat gekommen, dass diese Umwandlung durch den Gebrauch und zwar durch die Volumszunahme, die eine Folge des Gebrauchs ist, bedingt wird. Denn wie wir sahen, wird durch die Volumszunahme die Muskellamelle gezwungen, sich in Falten zu legen; hierbei wird ein grosser Theil der Muskelzellen von der Begrenzung der Körperoberfläche ausgeschlossen. Indem schliesslich alle Muskelzellen aus dem Epithel ausscheiden, entsteht eine eigene mesodermale Muskelschicht.

Wenn wir die hier kurz skizzirte Entwicklung des mittleren Keimblattes bei den Medusen überblicken, so ergeben sich einige wichtigere allgemeine Gesichtspunkte. — Wir sehen, dass erstens das Mesoderm sich von den beiden primären Keimblättern gleichzeitig ableitet und zwar die Bindesubstanzen vom Entoderm, die Muskeln vom Ektoderm und dass zweitens die Mesodermbildung kein einmaliger Vorgang ist, sondern sich allmählich an den verschiedensten Stellen und den verschiedensten Orten vollzogen hat. Es hat sich nicht von einem oder von beiden Keimblättern aus eine Zellenmasse abgespalten, die, ursprünglich indifferent, erst später die mannigfachen Gewebe des mittleren Keimblattes erzeugt hat; sondern umgekehrt, die Gewebe sind im Ektoderm und Entoderm entstanden, sind dann erst in den zwischen beiden befindlichen Zwischenraum übergetreten und haben die Zellenmasse, die wir mittleres Keimblatt nennen, in das Leben gerufen.

Dieser letztere Punkt wirft zugleich ein Licht auf die Ursachen der Mesodermbildung, und zwar können wir als solche zwei Momente geltend machen: 1) die histologische Differenzirung und 2) die mit dem Gebrauch Hand in Hand gehende höhere Ausbildung der Gewebe. Die histologische Differenzirung ist die Vorbedingung zur Mesodermbildung, da die Zellen aus den primären Keimblättern nicht ausgeschieden sein würden, wenn sie nicht ihren Charakter zuvor verändert hätten; die höhere Ausbildung dagegen ist die directe Veranlassung, denn je mehr ein Gewebe in Function tritt und dabei an Leistungsfähigkeit gewinnt, um so mehr nimmt es an Masse zu, um so selbstständiger wird es in seinem Stoffwechsel, um so mehr entwickelt es sich zu einer gesonderten Einheit.

Wir können daher unsere Ansichten über die Mesodermbildung in folgender Weise zusammenfassen. Unter dem umgestaltenden Einfluss der Aussenwelt erleiden die ursprünglich gleichartigen Zellen der beiden primären Keimblätter histologische Umgestaltungen, die hieraus resultirenden Producte scheiden im Lauf und in Folge ihrer höheren Entwicklung aus und erzeugen das Mesoderm; letzteres ist somit nichts Anderes als das Product der histologischen Differenzirung des Ektoderms und Entoderms.

Die erörterten Gesichtspunkte besitzen zunächst nur für die Medusen, aus deren Studium sie

abgeleitet worden sind, Geltung; wir hoffen aber, dass es in Zukunft möglich sein wird, sie auch für die übrigen Thierstämme durchzuführen und so für das Mesoderm der gesammten Thierwelt ein einheitliches Entwicklungsprincip aufzustellen.

Dass das Mesoderm von einem der beiden primären Keimblätter oder von beiden zugleich abstammt und diesen gegenüber daher als eine secundäre Bildung angesehen werden muss, darüber kann in der Neuzeit kein Zweifel mehr bestehen; es handelt sich hier um Thatsachen, die durch zahlreiche entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen sicher gestellt sind und deren phylogenetische Bedeutung von den verschiedensten Seiten, namentlich aber von Haeckel genügend gewürdigt worden ist. Fraglich bleibt dabei allein die Art und Weise, in welcher das Mesoderm entstanden ist. Nach unserer Ansicht würden nun auch hier die Grundformen der Gewebe sich ursprünglich im Anschluss an das physiologische Bedürfniss des Organismus in einem der primären Keimblätter entwickelt haben; sie würden dann später nicht auf einmal, sondern successive aus ihrem Mutterboden ausgewandert und zu einer Zwischenschicht, dem Mesoderm, zusammengetreten sein. Vielleicht sind dabei die Bindesubstanzen allgemein aus dem Entoderm, die willkürlich beweglichen Muskeln aus dem Ektoderm hervorgegangen wie bei den Medusen. Der ganze Entwicklungsprocess hat damit seinen Abschluss gefunden, dass bei den Wirbelthieren vom Entoderm aus die Chorda, vom Ektoderm aus das Centralnervensystem, welches unter allen von der Oberfläche ausscheidenden Theilen am längsten seine primitive Lage beibehalten hat, in das Mesoderm übergetreten sind. In beiden Organen kommt der ursprüngliche Bildungstypus auch jetzt noch am meisten zum Ausdruck, während derselbe für die Bindesubstanzgruppe und die Muskulatur, vielleicht sogar für die Theile des peripheren Nervensystems sich verwischt hat.

Nachdem einmal die Gewebe zu mesodermalen geworden sind, haben sie sich gegenseitig durchwachsen, in ihren Bahnen gekreuzt und so das bunte Durcheinander hervorgerufen, in welchem es nicht mehr möglich ist, anatomisch den ursprünglichen Zusammenhang festzustellen. Ausserdem aber haben sie vielfach weitere wichtige Umgestaltungen erfahren; so sind namentlich aus den anfänglich zweifellos einfacheren Formen der Bindesubstanzen innerhalb des Mesoderms durch secundäre Differenzirung zahlreiche neue Gewebe hervorgegangen.

Wenn wir nun fragen, wie sich den hier aufgestellten Anschauungen gegenüber die ontogenetischen Beobachtungen verhalten, so kommen wir zu einem wenig befriedigenden Resultat. Bekanntlich weichen die Angaben über den Ursprung des Mesoderms so sehr von einander ab, dass selbst bei Thieren desselben Stammes das mittlere Keimblatt bald ausschliesslich aus dem Entoderm, bald ausschliesslich aus dem Ektoderm, bald aus beiden gemeinsam abgeleitet wird. Auch können wir aus einem Studium der Entwicklung höherer Thiere, das ja bisher mit Vorliebe von den Embryologen betrieben worden ist, kaum eine Bestätigung der von uns vertretenen Auffassungsweise erwarten. Hier werden die drei Keimblätter, ja sogar die wichtigsten Organanlagen schon zu einer Zeit gebildet, wo noch keine histologische Differenzirung Platz gegriffen hat. Unter allen Umständen ist der Causalnexus zwischen der histologischen Differenzirung und der Lageveränderung der Theile gelöst. Beide Vorgänge treten ontogenetisch zu verschiedenen Zeiten ein, ohne dass jedoch daraus gefolgert werden könnte, dass sie nicht ursprünglich durch einander bedingt waren. Lankester, dessen Anschauungen in diesem Punkte sich mit den unsrigen berühren, spricht daher in seiner ideenreichen Schrift „Notes on the embryology and classification of the animal kingdom (Quarterly Journ. of microsc. Science N. S. Vol. XVII. pag. 416)“ mit Recht von einer „precocious segregation“ der Zellencomplexe im Keim.

Wenn das mittlere Keimblatt der höheren Thiere in der That, wie wir vermuthen, eine Ablagerungsstätte der histologischen Differenzirungen von Ektoderm und Entoderm ist, so kann dies ontogenetisch nur allein darin zum Ausdruck kommen, dass sein Zellenmaterial, wie es Hensen neuerdings wiederum mit Bestimmtheit für die Säugethiere vertreten hat und auch Haeckel in seiner Gastraeatheorie wahrscheinlich zu machen sucht, von beiden primären Keimblättern geliefert wird. Andererseits haben wir jedoch nicht die Hoffnung aufgegeben, dass durch das Studium der Coelenteraten, der Echinodermen und der organologisch am tiefsten stehenden Würmer es möglich sein wird, weitere Einblicke in das Wechselverhältniss zwischen Keimblätterbildung und histologischer Differenzirung zu gewinnen.

Vierter Abschnitt.

Die Homologien zwischen der Medusen- und der Hydroidenform.

Als von verschiedenen Forschern durch eine Reihe ausgezeichneter Untersuchungen die überraschende Thatsache festgestellt war, dass an Hydroidenstöcken Medusen hervorknospen, sich ablösen und zu selbstständigen Individuen werden, und dass ferner aus den Eiern der Medusen wieder Hydroidenstöckchen sich entwickeln, erwuchs für den Morphologen von selbst die Aufgabe, die Beziehungen festzustellen, in welchen die so verschieden gestalteten Hydroidpolypen und Medusen zu einander stehen. Hierbei bildeten sich von Anfang an zwei Ansichten aus, die einander entgegengesetzt bis in die Neuzeit ihre Vertreter gefunden haben.

1) In seiner vortrefflichen Schrift „zur Lehre vom Generationswechsel und der Fortpflanzung bei Medusen und Polypen" suchte Gegenbaur[1]) nachzuweisen, dass die Geschlechtsorgane der Süsswasserhydra, die so verschieden beschaffenen sessilen Geschlechtsgemmen und endlich die sich ablösenden Medusen der Hydroidpolypen eine zusammenhängende Entwicklungsreihe darstellen. Bei einer Beurtheilung dieser Entwicklungsreihe gelangte er zu der Ansicht, die am bestimmtesten in den Grundzügen zur vergleichenden Anatomie[2]) formulirt und an schematischen Zeichnungen veranschaulicht ist: dass bei den Hydromedusen ein auf seinen niederen Stufen als Organ erscheinendes Gebilde zu einem selbstständigen Individuum wird, welches dem Thiere, an dem es entstanden, in Gestalt unähnlich, erst durch seine Brut wieder zu dem früheren Hydroidzustand zurückkehrt.

Eine nähere Durchführung hat diese Ansicht neuerdings durch E. v. Beneden[3]) erfahren, welcher gleichfalls die Medusen für individuell gewordene Geschlechtsorgane hält und in der Anlage des Hodens den Schlüssel zum Verständniss der Medusenform erblickt. Nach seinen Untersuchungen an Hydractinia sind die sessilen Geschlechtsorgane oder die Sporosacs hermaphrodite Bildungen; die Ovarien nehmen aus dem Entoderm, die Hoden aus dem Ektoderm ihren Ursprung und zwar entstehen die letzteren (Taf. III, Fig. 23 u. 24) in der Weise, dass das Ektoderm sich an der Spitze der Geschlechtsknospe einstülpt und hierbei das Entoderm in einen centralen, den Magenraum auskleidenden Theil (en) und in ein peripheres Blatt, die lame medusoide (el), trennt. Bei der frei werdenden Geschlechtsknospe oder der Meduse bildet sich die Ektodermeinstülpung zur Höhle der Schwimmglocke um; die Anlage des Hodens übernimmt somit hier beim Männchen ausser der Bildung der Spermatozoen noch die Function eines Bewegungsorgans und erhält sich in dieser Bedeutung auch bei dem weiblichen Thier; der Ringkanal aber und die Radialkanäle entwickeln sich neu in dem durch die Einstülpung abgespaltenen äussern Blatt des Entoderms, der lame medusoide.

1) C. Gegenbaur, Zur Lehre vom Generationswechsel und der Fortpflanzung bei Medusen und Polypen. Würzburg 1854.

2) C. Gegenbaur, Grundzüge der vergleichenden Anatomie. Leipzig 1870. 2. Aufl. pag. 144—147.

3) E. v. Beneden, De la distinction originelle du testicule et de l'ovaire. Extrait des Bulletins de l'Académie royale de Belgique, 2me série, t. XXXVII. 1874.

2) Nach der zweiten entgegengesetzten Ansicht sind die Medusen nicht individuell gewordene Organe, sondern selbstständige Geschlechtsindividuen, eigenartig metamorphosirte Personen eines Hydroidenstockes. Leuckart[1]), der das Gesetz des Polymorphismus aufstellte, und der um die Naturgeschichte der Hydromedusen hoch verdiente Allman[2]) erklärten so den Generationswechsel zwischen Hydroiden und Medusen. Später hat v. Koch[3]) durch phylogenetische Speculationen diese Ansicht weiter auszubilden gesucht. Die Medusen sind dadurch entstanden, dass sich Hydroidpolypen abgelöst und durch Anpassung an eine schwimmende Lebensweise ihre eigenartige Gestalt erworben haben. Aus den Medusen sind dann weiterhin die medusoiden Geschlechtsgemmen hervorgegangen, diese sind Medusen, welche ihren Zusammenhang mit dem Stock nicht aufgegeben und sich rückgebildet haben. Auch Gegenbaur[4]) trat im Grundriss seiner vergleichenden Anatomie dieser Erklärungsweise bei.

Wenn die Medusen umgewandelte Hydroidpolypen sind, dann müssen auch im Einzelnen Homologien zwischen beiden Formen sich auffinden lassen! Namentlich Allman und Claus haben diese Aufgabe zu lösen gesucht, sind hierbei aber zu abweichenden Ergebnissen gelangt. Allman bespricht in seinem grossen Werk über die Tubulariden in einem besonderen Abschnitt die Homologien zwischen Sporosac und Meduse und in einem zweiten Abschnitt die Homologien zwischen Meduse und Hydroidpolyp. Er vergleicht den in der Mitte des Schirms herabhängenden Magensack der Medusen dem Spadix des Sporosacs, sowie die Umbrella der Mesotheca, von welcher die Geschlechtsproducte wie von einem Sack umschlossen werden, Homologien, die auch v. Beneden in seiner Schrift über Hydractinia gezogen hat. Ferner vergleicht er das Hypostom des Hydroidpolypen dem Manubrium oder Magenschlauch der Medusen, dagegen will es ihm nicht gelingen, für die Gastrovascularkanäle und die Umbrella entsprechende Theile beim Polypen aufzufinden und fasst er sie daher als Neubildungen auf, die er in folgender Weise entstehen lässt: Er denkt sich in einer Zone, welche den Tentakelwurzeln entspricht, das Ektoderm in einer so ungewöhnlichen Weise verdickt, dass es die Form einer Scheibe gewinnt, welche in radialer Richtung von röhrenartigen Fortsetzungen der Magenhöhle, den vergrösserten Wurzeltheilen der hohlen Tentakeln durchsetzt ist. Aus der Ektodermverdickung nun geht die Umbrella und aus den in der Verdickung eingeschlossenen Wurzeltheilen der Tentakeln gehen die Radialkanäle hervor. Bei dieser Annahme vergleicht Allman nur die am Ende der Radialkanäle gelegenen Tentakeln der Meduse den ursprünglichen Hydroidtentakeln, die interradialen Tentakeln dagegen, sowie das Velum und den Ringkanal bezeichnet er als secundäre Bildungen. Als Stütze für seine Ansicht führt er Laomedea flexuosa an, deren Polyp zwischen den Basaltheilen seiner Tentakeln eine dünne Membran ausgespannt zeigt, so dass eine Art von Schirm zu Stande kommt.

In ganz verschiedener Weise hat Claus die Homologien bestimmt. In jüngster Zeit hat sich derselbe über das Verhältniss von Meduse und Polyp in ein Paar kurzen, aber zutreffenden Sätzen ausgesprochen, welche wir hier wörtlich folgen lassen: „In Wahrheit besteht" — heisst es in den Acalephenstudien (pag. 18) — „ein fundamentaler Gegensatz von Scheibenqualle und Polyp überhaupt nicht, und man kann mit gleichem Recht die Scyphistoma für eine polypenförmige Meduse, wie für einen medusenförmigen Polypen erklären. Die Meduse ist eben ein breiter, scheibenförmig abgeflachter Polyp, der seine Befestigung aufgegeben und durch den Muskelbelag der als Schwimmsack eingebuchteten Mundscheibe zur schwimmenden Bewegung befähigt ist. Die Fangfäden sind die Tentakeln des Randes, an denen sich Randlappen oder ein Velum entwickeln. Der Mundkegel des Hydroiden oder

1) R. Leuckart, Ueber den Polymorphismus der Individuen. 1851, und Wagner's Handwörterbuch der Physiologie. Bd. IV. pag. 986—991.

2) G. J. Allman, A monograph of the Gymnoblastic or Tubularian Hydroids. London 1871.

3) G. v. Koch, Vorläufige Mittheilungen über Coelenteraten. Jenaische Zeitschrift. Bd. VII. pag. 464—466.

4) C. Gegenbaur, Grundriss der vergleichenden Anatomie. 1874. pag. 89—92.

das Magenrohr des Anthozoenpolypen ist der Mundstiel der Qualle. Die radiären Taschen des Gastrovascularraums entsprechen den Radiärgefässen. Die Gallertscheibe erscheint eine besonders mächtige Mesodermlage, die bei den Hydroiden als feste Stützlamelle, bei den Anthozoen als mächtige, von Safträumen durchsetzte, Skelet bildende Unterhaut auftritt."

Indem wir uns nach diesem historischen Ueberblick an die eigene Beantwortung der von früheren Forschern aufgeworfenen und in verschiedener Weise erörterten Fragen wenden, stellen wir gleich an die Spitze unserer Betrachtungen den allgemeinen, zuerst von Allman ausgesprochenen Satz, dass Hydroidpolyp, Meduse und Sporosac homologe Formen sind. Man kann diesen Satz schon jetzt als gut begründet ansehen, da die entgegengesetzte Auffassung bei ihrer Durchführung, wie besonders G. v. Koch gezeigt hat, zu vielen Schwierigkeiten führt und daher wohl allgemein aufgegeben ist. Jeder Zweifel aber wird schwinden müssen, wenn sich jetzt bei eingehender Vergleichung wird nachweisen lassen, dass Hydroidpolyp, Meduse und Sporosac keineswegs so sehr verschieden gestaltet sind, dass vielmehr bei ihnen die wichtigsten Theile in gleichen Lageverhältnissen wiederkehren.

Bei der Vergleichung gehen wir von der Hydra-Grundform aus, und glauben wir zwischen ihr und den äusserlich so unähnlich aussehenden Medusen und Sporosacs feste Ausgangspunkte für weitere Deductionen in folgenden drei Punkten zu finden: 1) Die Mundöffnung von Hydra und von den Medusen entsprechen einander; am Spadix der Sporosacs hat die Mundöffnung sich rückgebildet. 2) Die Anheftungsstelle des Hydroidpolypen und des Sporosacs entspricht dem aboralen Pol der Meduse, die Längsaxe des Körpers ist daher bei den Medusen und Sporosacs stark verkürzt. 3) Der Rand des Peristoms oder der Mundscheibe von Hydra entspricht dem Schirmrand der Medusen und dem Rand der kleinen Oeffnung, welche bei vielen Sporosacs sich im oralen Pol der Mesotheca vorfindet.

Während die beiden ersten Sätze sich von selbst ergeben, muss dagegen der dritte Satz, welcher die wichtigste Homologie enthält, erst näher begründet werden. Bei seiner Begründung glauben wir auf zwei Punkte ein besonderes Gewicht legen zu müssen. Einmal scheint uns die Homologie der verglichenen Theile daraus hervorzugehen, dass am Peristomrand der Hydroidpolypen (Taf. III, Fig. 14) und am Rand der Umbrella der Medusen (Taf. III, Fig. 15) stets der Kranz der Tentakeln seinen Ursprung nimmt und dass, wo dies nicht der Fall ist, wie bei den Aeginiden, abgeänderte Verhältnisse vorliegen. Wenn bei den Sporosacs ein Tentakelkranz fehlt, so ist dies wohl durch Rückbildung zu erklären und dadurch bedingt, dass die Sporosacs am Hydroidenstock ihre selbstständige physiologische Individualität verloren haben und zu Behältern für die Geschlechtsproducte geworden sind.

Der zweite und hauptsächlichste Punkt betrifft das Verhalten des Entoderms. Dasselbe reicht nämlich in einer zusammenhängenden Schicht bei den Hydroiden bis zum Peristomrand, bei den Medusen bis zum Schirmrand, wo der Ringkanal verläuft, und bei den Sporosacs (Taf. III, Fig. 20 el) bis zur Oeffnung im apicalen Pol, welche dem Eingang zur Schwimmglocke entspricht und nur bei den medusenähnlicheren Formen noch zu beobachten, bei einem anderen Theil dagegen durch Verwachsung geschwunden ist. Nun besteht freilich zwischen den drei unter einander verglichenen Objecten ein wichtiger Unterschied in der Beschaffenheit des Entoderms. Denn bei Hydra begrenzt das letztere einen grossen, einfachen Gastralraum, der sich bis zum Peristomrand ausdehnt. Bei den Medusen und Sporosacs dagegen wird das Entoderm auf grosse Strecken nur durch eine einschichtige, dünne Zellenlage repräsentirt, durch die sogenannte Entodermlamelle, welche sich bei den Medusen zwischen dem central gelegenen Magen, den Radialkanälen und dem Ringkanal ausspannt (Taf. III, Fig. 15 u. 20 el). Dieser Unterschied wird jedoch nach den Anschauungen, zu denen wir im vorhergehenden Capitel über das Entoderm der Medusen gelangt sind, hinfällig. Wie wir daselbst durchzuführen versucht haben, hat bei der

Stammform der Medusen ursprünglich auch ein einfacher Darmraum bestanden, der bis zum Schirmrand gereicht hat, wie sich dies auf ontogenetischen Stadien noch beobachten lässt. Aus ihm hat sich das complicirtere Gastrovascularsystem der Medusen in der Weise entwickelt, dass sich die gegenüberliegenden Darmwände auf weite Strecken an einander gelegt haben und zu der einfachen Entodermlamelle verschmolzen sind. Von dem geräumigen Hohlraum haben sich nur im Centrum der Glocke der Magen und nach der Peripherie zu die Radialkanäle und der Ringkanal zur Aufnahme für Nahrung wegsam erhalten.

Für die Sporosacs müssen wir ähnliche Vorgänge annehmen, welche indessen hier meist zu einer noch weiter gehenden Verödung des Gastralraums geführt haben. Die verschiedenen Arten der Hydroidpolypen bieten uns eine Reihe von Uebergangsformen dar. Wie schon von Allman gezeigt wurde, sind die am medusenähnlichsten Sporosacs von Tubularia indivisa mit vier Radialkanälen und einem Ringkanal ausgestattet, welch letzterer eine kleine Oeffnung (den Eingang zur Schirmhöhle) umgiebt. Bei Garveia nutans dringen von der Basis des Spadix nur vier blind endende Aussackungen, vier Rudimente von Radialkanälen, in den unteren Theil der Mesotheca eine kleine Strecke weit ein. Bei den meisten Sporosacs aber ist im Bereich der Mesotheca der verdauende Hohlraum überhaupt vollständig verödet und an seiner Statt findet sich nur noch wie bei Hydractinia (Taf. III, Fig. 24 el) und Myriothela (Taf. III, Fig. 20 el) eine einschichtige Entodermlamelle. Wenn daher v. Beneden bei einem Vergleich der Meduse mit dem Sporosac bemerkt, dass das System der Radialkanäle und der Ringkanal sich gebildet haben auf Kosten der Entodermlamelle, welche er aus dem Grund „lame medusoide" benannt hat, so sind die homologen Theile zwar richtig bestimmt, nur muss das Verhältniss umgekehrt und der Satz dann in der Weise formulirt werden, dass die Entodermlamelle und die peripheren Gastrovascularkanäle sich aus einem weiten Gastralraum entwickelt haben, welchen ursprünglich die den Sporosacs und Medusen gemeinsame Grundform besessen hat. Es entspricht mithin die einfache und weite Darmhöhle der Hydroidpolypen nicht in toto dem Magenraum der Medusen und der im Spadix der Sporosacs enthaltenen Höhlung, wie frühere Forscher angenommen haben, sondern es entspricht demselben nur der vom Mundkegel umschlossene und der zunächst an ihn angrenzende Raum.

Wenn wir auf Grund dieser Erörterungen den an dritter Stelle von uns aufgestellten Satz als bewiesen annehmen, so ergeben die noch weiter zu ziehenden Homologien zwischen der Hydroidenform, der Meduse und den Sporosacs keine Schwierigkeiten; es kann dann keinem Zweifel unterliegen, dass die Schwimmglocke der Meduse und die Mesotheca der Sporosacs der Peristomscheibe von Hydra, sowie der gesammten, vom Peristomrand bis zur Anheftungsstelle (dem aboralen Pol) sich erstreckenden Leibeswand, welche man sich stark verkürzt vorstellen muss, homolog ist. Die Umbrella ist daher nicht, wie Allman annimmt, eine Neubildung, sondern ist in der Hydragrundform, wenn auch nur schwach angedeutet, bereits vorgebildet: eine Anschauung, die auch in den oben citirten Sätzen von Claus ausgesprochen ist. Ferner entspricht die Höhle der Schwimmglocke der Medusen der flachen Aushöhlung des Peristoms von Hydra und dem spaltförmigen Raum, der sich zwischen der Innenfläche der Mesotheca und der Oberfläche des Spadix oder zwischen den beiden Blättern des organe testiculaire von v. Beneden (Taf. III, Fig. 23 und 24 ek^2 u. ek^3) hinzieht.

Nachdem wir so die Körperform im Ganzen verglichen und hierbei die homologen Theile bestimmt haben, ist es von Interesse zu sehen, wie bei den drei verglichenen Formen die Differenzirungsproducte des Ektoderms, die Geschlechtsorgane, die Muskulatur und das Nervensystem beschaffen sind. Hier treten uns nicht unerhebliche Verschiedenheiten entgegen.

Während bei Hydra die Geschlechtsproducte im Ektoderm zwischen dem Tentakelkranz und der aboralen Befestigungsstelle des Körpers entstehen, kommen sie bei den Medusen und Sporosacs nur im Ektoderm, welches die Höhle der Glocke auskleidet, zur Entwicklung und zwar sind sie hier entweder allein auf die Subumbrella und das Bereich der Radialkanäle wie bei den Trachymedusen und Vesiculaten oder auf die Wandung des Magenschlauchs wie bei den Ocellaten und den Sporosacs beschränkt. Eine Ausnahme macht nach Allman's Angaben Eleutheria, welche überhaupt der Hydroidenform sich am meisten nähert und welche die Geschlechtsorgane auf der dorsalen Fläche des Schirms liegen hat.

Die Muskulatur ist bei Hydra am gleichmässigsten über die Körperoberfläche vertheilt und lässt zwei verschiedene Fasersysteme erkennen, ein circulär verlaufendes an der Peristomscheibe und longitudinal gerichtete Fasern an den Tentakeln und der übrigen Leibeswand. Bei den Medusen hat sich das circuläre System der Peristomscheibe zur Ringmuskulatur der Subumbrella weiter entwickelt, bei den Sporosacs dagegen hat es sich vollständig zurückgebildet, da der Ektodermüberzug an der Innenfläche der Mesotheca, das äussere Blatt des organe testiculaire v. Beneden's (Taf. III, Fig. 23 u. 24 ek^2), nur dünne abgeplattete Zellen ohne Muskelfibrillen aufweist. Mit dem longitudinalen Fasersystem verhält es sich gerade umgekehrt. Während bei den Sporosacs der äussere Ektodermüberzug der Mesotheca (ek^1) muskulös ist, ist bei den Medusen die Muskulatur auf der Schirmoberfläche geschwunden und hat sich nur an den Tentakeln erhalten.

Das Nervensystem muss bei den Hydroiden, ehe sich die Homologien feststellen lassen, zuvor genauer untersucht werden; doch glauben wir jetzt schon die Vermuthung aussprechen zu dürfen, dass ein Homologon für den Nervenring der Medusen am Peristomrand der Hydroiden existiren wird. Dieser Ort erscheint für die Ausbildung eines nervösen Centraltheils in sofern am meisten geeignet, als hier die Tentakeln, welche sehr contractile und sensible Organe zugleich sind, ihren Ursprung nehmen.

Es bleibt uns jetzt noch ein einziges Organ, das Velum, zu betrachten übrig, welches bei den Medusen (Taf. III, Fig. 15 v) allein ausgebildet ist und bei den Hydroiden und Sporosacs kein Homologon besitzt. Das Velum ist daher eine secundäre und zwar eine rein ektodermale Bildung des Schirm- oder Peristomrandes, welche erst verhältnissmässig spät in Anpassung an eine schwimmende Lebensweise erworben worden ist. Bei seiner Entstehung hat das Velum — wie wir an einem andern Ort wahrscheinlich zu machen gesucht haben — die phylogenetisch ältere und daher ursprünglich einfache Anlage des Nervenrings in einen oberen und einen unteren Strang zerlegt, die beide durch feine Verbindungsfädchen in Zusammenhang geblieben sind. Diese Trennung ist dadurch herbeigeführt worden, dass mitten durch den Nervenring die Stützlamelle des Velums hindurchzieht, um sich mit der Stützlamelle der Subumbrella zu verbinden.

Nachdem wir im Vorhergehenden bis ins Einzelste die Homologien und die Verschiedenheiten zwischen den drei in das Auge gefassten Formen besprochen haben, wird es wohl keinem Zweifel mehr unterliegen können, dass sowohl die Medusen als auch die Sporosacs von der Hydragrundform sich ableiten lassen; dagegen sind die genetischen Verhältnisse zwischen Meduse und Sporosac noch nicht genügend aufgeklärt. Es ist möglich, dass zuerst die Umbildung zu Medusen stattgefunden hat und dass dann die Sporosacs aus der Medusenform durch Rückbildung, wie viele Forscher annehmen, entstanden sind; es ist aber ebenso gut auch denkbar, dass sowohl die Medusen als auch einzelne Formen der Sporosacs sich selbstständig direct aus der Hydragrundform entwickelt haben. Mit Erfolg werden sich diese Fragen erst beantworten lassen, wenn man auch die feineren Organisationsverhältnisse, die vielfach noch nicht genügend bekannt sind, allseitig mit berücksichtigt.

Nachtrag.

Die vorliegende Arbeit war zum grössten Theil im Manuscript fertig gestellt, als zwei Abhandlungen erschienen, von welchen die eine ebenfalls die Organisation der Medusen, die andere die Organisation der so nahe verwandten Siphonophoren behandelt. Die erstere wurde von R. Böhm in der Jenaischen Zeitschrift Bd. XII, die andere von C. Claus in den „Arbeiten aus dem zoologischen Institut zu Wien" Bd. I veröffentlicht. Da wir die beiden Abhandlungen im Text nicht mehr berücksichtigen konnten, geben wir eine Besprechung und Beurtheilung derselben in Form eines Nachtrags.

Mit Claus befinden wir uns in den wichtigsten Punkten in einer erfreulichen Uebereinstimmung. Namentlich ist es dem genannten Forscher gelungen, die Entodermlamelle — oder die „Gefässplatte", wie er die bedeutsame Zellenschicht in Uebereinstimmung mit der von ihm für die Acraspeden angewandten Terminologie bezeichnet — bei den Schwimmglocken der Siphonophoren nachzuweisen; er hat ferner an jungen Anlagen verfolgen können, dass die Lamelle in der That aus dem Entoderm stammt, indem er die von L. Agassiz über die Entwicklung der Medusenglocke gemachten, von J. Allman und F. E. Schulze aber bestrittenen Beobachtungen für die Siphonophorenglocken bestätigte. Bei der morphologischen Deutung der erhaltenen Resultate gelangt Claus zu denselben Ansichten wie wir; die Entodermlamelle hält er für den Ueberrest des Epithels, welches den ursprünglich bis zum Schirmrand reichenden einheitlichen Gastrovascularraum auskleidete, und leitet er demgemäss die Organisation der Meduse aus dem Bau des Hydroidpolypen in der oben von uns näher dargestellten Weise ab.

Weiterhin sind von grossem Interesse die Angaben über die Muskulatur. Bei den Siphonophoren findet sich an den verschiedensten Stellen der Colonie, namentlich an der Schwimmsäule, den Senkfäden, den Tentakeln von Physophora, eine Faltenbildung der Muskellamelle, wie wir sie auch bei den Medusen am Magenstiel und an den Tentakeln von Carmarina, sowie in der Subumbrella von Mitrocoma und Aequorea beobachtet haben. In wie weit hierbei die Muskulatur aus dem Epithel ausscheidet, lässt sich aus den vorliegenden Angaben nicht mit Bestimmtheit entnehmen; der Umstand jedoch, dass nach aussen von den gefalteten Längsmuskeln feine Ringmuskeln beschrieben werden, lässt vermuthen, dass die Muskelzellen nicht mehr zugleich die Bedeutung von Epithelzellen besitzen, sondern schon eine Art Mesoderm bilden.

Das Vorkommen von Muskelfasern im Entoderm, über welches bisher allein die sich auf Sarsia tubulosa beziehenden Angaben von F. E. Schulze vorlagen, hat Claus ebenfalls in mehreren Fällen bestätigen können. So sollen circuläre, sehr feine Muskelfasern auf der Innenseite der Stützlamelle an den Tentakeln von Physophora und ebenso an dem Stamm mehrerer Siphonophoren vorhanden sein.

Während somit die unabhängig von einander entstandenen Untersuchungen von Claus und uns sich in willkommener Weise gegenseitig bestätigen und ergänzen, ergeben sich sehr bedeutsame

Differenzen mit den Resultaten, zu denen Böhm in einer Arbeit über die Helgoländer Medusen gelangte, die in systematischer Hinsicht und wegen der sorgfältigen Zusammenstellung der Literatur recht verdienstvoll ist. Böhm giebt an, dass fast bei allen Medusen die Muskelfasern eigene Zellen besitzen, aus dem Epithel ausgeschieden sind und ein drittes Keimblatt erzeugt haben, während das Gesagte nur für wenige Arten und auch hier nur für bestimmte Stellen des Körpers gilt; er bezeichnet daher die Medusen im Gegensatz zu den Hydroidpolypen allgemein als Triblasterien. Die Geschlechtsorgane leitet er mit v. Beneden die männlichen aus dem Ektoderm, die weiblichen aus dem Entoderm ab; in seiner Beweisführung stützt er sich zum Theil darauf, dass bei den Hoden ein äusseres ektodermales Epithel stets fehle, welches wir in allen Fällen haben nachweisen können, dass bei den Ovarien dagegen ein solches vorhanden sei, während hier das gastrovasculare Epithel stellenweis durchbrochen sein soll. Die Entodermlamelle hält er für einen Theil des Ektoderms und lässt dieselbe bei allen Leptomedusen durch einen Spaltraum, der thatsächlich sich nur bei den Ocellaten vorfindet, von der Subumbrella getrennt sein. Ein weiterer wichtiger Differenzpunkt zwischen unseren Untersuchungen und denen Böhm's betrifft die Angaben über die Anwesenheit einer Stützlamelle zwischen Ektoderm und Entoderm. Im Gegensatz zu F. E. Schulze leugnet Böhm die Stützlamelle an den Tentakeln, in den Wandungen des Magens und in der Subumbrella und erwähnt sie auch nicht bei der Besprechung des Velums. Wir können dem gegenüber nur mit Bestimmtheit die Darstellungen F. E. Schulze's aufrecht erhalten.

Die vielen Differenzpunkte, die wir hier zusammengestellt haben, erklären sich aus der Verschiedenartigkeit der angewandten Untersuchungsmethode. Böhm hat weder Querschnitte noch methodische Isolationspräparate angefertigt, sondern seine Auffassung vornehmlich an Flächenbildern gewonnen; wie wenig zuverlässig dieselben sind und wie sehr dieselben der Controle bedürfen, haben wir wiederholt hervorgehoben.

Erklärung der Abbildungen.

Für alle Figuren gelten folgende Bezeichnungen:

a Axenzellen der Tentakeln.
b Stützzellen und Stützfasern.
c Cuticula.
d Epithelzellen des Ektoderms.
e Entodermzellen der Gallerte.
el Entodermlamelle.
ek Ektoderm; ek[1] Ektoderm der dorsalen Schirmfläche; ek[2] der ventralen Schirmfläche; ek[3] der Magenwand.
f Körnerzellen.
g Geschlechtsorgane.
gl Genitallamelle.
h Keimbläschen.
k Keimzellen.
l Tentakelscheide.
m Muskelfibrillen.
mz Muskelzellen, welche aus dem Epithel ausgeschieden sind.
n Nesselzellen.
o Eier.
p Spermatozoen.
q Spermatozoenmutterzellen.
r Radialkanal.
s Stützlamelle zwischen Ektoderm und Entoderm; s' innerhalb des Ektoderms entstandene Stützlamelle.
t Tentakel.
u Subepitheliales Gewebe.
v Velum.
w Tentakelwurzel.
x Gallerte.
y Kerne der Stützfasern.

Die Bezeichnungen der Linsen beziehen sich auf Zeiss'sche Systeme.

Tafel I.

Fig. 1. Stück eines Querschnitts durch das Ovarium von Mitrocoma Annae. F. Oc. I.
Fig. 2. Stück eines Querschnitts durch das Ovarium von Lizzia Koellikeri. F. Oc. I.
Fig. 3. Querschnitt durch ein bandförmiges Geschlechtsorgan von Mitrocoma Annae. Die linke Hälfte von einem weiblichen, die rechte Hälfte von einem männlichen Thier gezeichnet. C. Oc. II.
Fig. 4. Querschnitt durch eine Hodenlamelle von Oceania conica. F. Oc. I.
Fig. 5. Ein Stück der Hodenlamelle von Fig. 3 beim Uebergang in den Faltenrand. F. Oc. I.
Fig. 6. Querschnitt durch die Uebergangsstelle der Magenwand in die Subumbrella von Cunina sol maris. F. Oc. I.
Fig. 7. Radialschnitt durch den Schirm, die Subumbrella und die Entodermlamelle von Lizzia Koellikeri. F. Oc. I.
Fig. 8. Querschnitt durch die Hodenlamelle von Oceania conica am Uebergang in die Magenfalte. D. Oc. I.
Fig. 9. Zwei Epithelzellen mit Cuticula von der Oberfläche des Schirms von Cunina sol maris. F. Oc. I.
Fig. 10. Querschnitt durch die Entodermlamelle von Aurelia beim Uebergang in einen Gastrovascularkanal. F. Oc. I.
Fig. 11. Entodermlamelle von Carmarina hastata von der Subumbrella aus gesehen. F. Oc. I.
Fig. 12. Stück eines Querschnitts durch das Ovarium von Lizzia Koellikeri. F. Oc. I.
Fig. 13. Entodermlamelle von Aequorea Forskalea von der Fläche gesehen. F. Oc. I.
Fig. 14. Stück eines Querschnitts durch einen schlauchförmigen Tentakel von Carmarina.
Fig. 15. Radialschnitt durch die Subumbrella von Aequorea Forskalea unterhalb des Ringkanals. F. Oc. I.
Fig. 16. Querschnitt durch den interradialen Muskel des Magenstiels von Carmarina hastata. D. Oc. I.
Fig. 17. Querschnitt durch eine Tentakelanlage von Cunina sol maris. D. Oc. I.
Fig. 18. Radialschnitt durch die Subumbrella von Aequorea Forskalea medianwärts vom Ringkanal. F. Oc. I.
Fig. 19. Radialschnitt durch das Velum einer jungen Carmarina hastata. F. Oc. I.
Fig. 20. Radialschnitt durch das Velum einer der Geschlechtsreife nahe stehenden Carmarina hastata. F. Oc. I.

Tafel II.

Fig. 1. Stück eines Querschnitts durch den Radialmuskel, der das Geschlechtsblatt von Carmarina hastata in zwei Geschlechtslamellen zerlegt. F. Oc. I.
Fig. 2. Stück eines Querschnitts durch eine Ovariallamelle von Carmarina hastata. F. Oc. I.
Fig. 3. Stück eines Querschnitts durch eine Geschlechtslamelle von Carmarina hastata. Junges Thier. F. Oc. I.
Fig. 4. Stück eines Querschnitts durch das Ovarialblatt von Glossocodon mucronatum; mittelgrosses Exemplar. F. Oc. I.
Fig. 5. Stück eines Querschnitts durch das Ovarialblatt von Glossocodon mucronatum; der Geschlechtsreife nahe stehendes Thier. F. Oc. I.
Fig. 6. Stück eines Querschnitts durch das Ovarialblatt von einem sehr jungen Thier von Glossocodon mucronatum. F. Oc. I.
Fig. 7. Querschnitt durch den Rand eines Ovarialblattes von einem mittelgrossen Thier von Glossocodon mucronatum. F. Oc. I.
Fig. 8. Querschnitt durch das Ovarium von Rhopalonema velatum. D. Oc. I.

Fig. 9 und 10. Querschnitte durch Eierstöcke von Cunina sol maris. Fig. 9 Ovarialanlage ohne Ei, Fig. 10 Ovarium mit grossem Ei und einigen in der Reifung begriffenen Eikeimen. Die Keimmasse wird durch eine Stützlamelle vom Ektodermepithel getrennt. C. Oc. II.

Fig. 11. Querschnitt durch das Ovarium von Octorchis Gegenbauri. D. Oc. I.

Fig. 12. Theil eines Querschnitts durch die Magentasche einer jungen Cunina lativentris, bei der als erste Anlage der Geschlechtsorgane eine Vermehrung der subepithelialen Zellen eingetreten ist. D. Oc. I.

Fig. 13. Theil eines Querschnitts durch die Magentasche einer noch nicht völlig geschlechtsreifen männlichen Cunina lativentris. D. Oc. I.

Fig. 14. Querschnitt durch die Magenwand einer weiblichen Cunina sol maris. C. Oc. I.

Fig. 15. Stück eines Querschnitts durch die Magentasche einer männlichen geschlechtsreifen Cunina lativentris. D. Oc. I.

Fig. 18. Die an die Oberfläche und an die Stützlamelle grenzenden Ektodermtheile eines derartigen Querschnitts bei stärkerer Vergrösserung. Imm. 2. Oc. I.

Fig. 16 und 17. Theile aus der Figur 10 bei stärkerer Vergrösserung. Imm. 2. Oc. I.

Fig. 19—22. Querschnitte durch die Geschlechtsfalte von Aequorea Forskalea. Fig. 22 Stücke aus verschiedenen Gegenden einer Geschlechtslamelle: A. der an die Gallerte (x) grenzende Theil; B. Anfangstheil und C. mittlerer Theil der eigentlichen Ovariallamelle; D. der den Faltenrand bildende Theil, in dem der radiale Muskel liegt. C. Oc. I.

Fig. 19—21. Stücke aus dem Anfangstheil bei stärkerer Vergrösserung, um den allmählichen Uebergang der subepithelialen Zellen in Eizellen zu zeigen. Imm. 2. Oc. I.

Tafel III.

Fig. 1. Querschnitt durch den Schirm von Aequorea Forskalea senkrecht zur Richtung der Radialkanäle, von denen vier mit ihren Geschlechtslamellen zu sehen sind: etwa vierfach vergrössert.

Fig. 2. Die Hälfte eines Querschnitts durch den Magen von Lizzia Koellikeri mit zwei Geschlechtsorganen, von denen ein jedes durch den Radialmuskelstrang in zwei gefaltete Geschlechtslamellen zerlegt wird; bei zwanzigfacher Vergrösserung.

Fig. 3. Die untere, die Geschlechtsorgane enthaltende Wand eines Radialkanals von Aequorea Forskalea vom Schirm losgelöst und ausgebreitet; bei ungefähr doppelter Vergrösserung; der Radialmuskel, welcher die beiden Geschlechtslamellen trennt, eingezeichnet.

Fig. 4. Die Hälfte eines Querschnitts durch den Magen von Oceania conica ungefähr in der Mitte zwischen Basis des Magens und Mundöffnung. Die interradialen Geschlechtsorgane werden durch radiale Muskelzüge von einander getrennt; bei zwanzigfacher Vergrösserung.

Fig. 5. Der Magen von Oceania conica in seitlicher Ansicht, ungefähr um das Doppelte vergrössert.

Fig. 6. Der Magen von Lizzia Koellikeri von dem die Mundöffnung tragenden Ende aus betrachtet, etwa um das Doppelte vergrössert.

Fig. 7. Die Hälfte eines Querschnitts durch Magen und Schirm einer Oceania conica dicht an der Stelle, wo die Radialkanäle vom Magen entspringen; bei zwanzigfacher Vergrösserung.

Fig. 8—13. Cunina sol maris.

Fig. 8. Seitliche Ansicht der Tentakelwurzel, das Verhalten der Magentasche nach einem Querschnitt eingezeichnet; bei ungefähr zwanzigfacher Vergrösserung.

Fig. 9—11. Querschnitte durch die untere, die Geschlechtsproducte erzeugende Wand des Gastrovascularsystems. Fig. 9. Querschnitt durch den Magen. Fig. 10 durch den Magen und einen Zipfel der Magentasche. Fig. 11 durch die Mitte der Magentasche.

Fig. 12. Ansicht der Tentakelaxe. C. Oc. I. etwas verkleinert.

Fig. 13. Die an die Stützlamelle grenzenden Theile zweier Zellen bei stärkerer Vergrösserung A. auf dem Längsschnitt, B. von der Fläche betrachtet. F. Oc. I.

Fig. 14 und 15. Schemata zur Reduction der Meduse auf den Hydroidpolypen: Fig. 14 des Hydroiden, Fig. 15 der Meduse.

Fig. 16. Querschnitt durch das Geschlechtsblatt einer Carmarina senkrecht zur Richtung des Radialkanals.

Fig. 17. Querschnitt durch den Anfang der Tentakelwurzel, um zu zeigen, wie sich das Epithel des Tentakels und der Schirmoberfläche in die Wurzelscheide fortsetzt. F. Oc. I. auf die Hälfte verkleinert.

Fig. 18. Ende der Tentakelwurzel. C. Oc. I. auf die Hälfte verkleinert.

Fig. 19. Querschnitt durch den Magenstiel einer Carmarina, etwa siebenfach vergrössert.

Fig. 20—24. Copien nach Allman, Agassiz und v. Beneden.

Fig. 20. Eine Geschlechtsknospe von Myriothela nach Allman.

Fig. 21—22. Eine junge, in Entwicklung begriffene Sarsia mirabilis: Fig. 21 auf dem optischen Längsschnitt, Fig. 22 auf dem optischen Querschnitt; nach Agassiz.

Fig. 23—24. Männliche Geschlechtsknospen von Hydractinia echinata in verschiedenen Entwicklungszuständen nach v. Beneden.

Fig. 1.

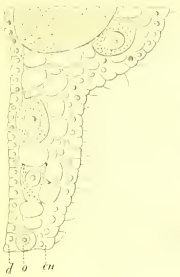

Fig. 2

Fig. 3

Fig. 4

Fig. 5

Fig. 6.

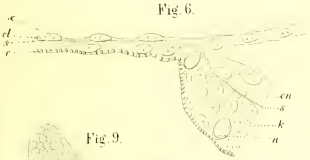

Fig. 7.

Fig. 8.

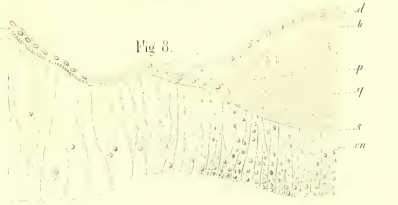

Fig. 9.

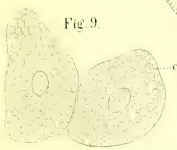

Fig. 10.

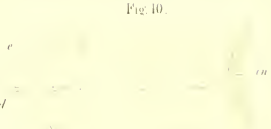

Fig. 11

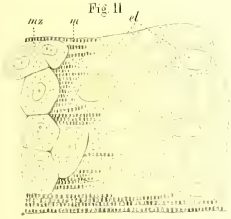

Fig. 12.

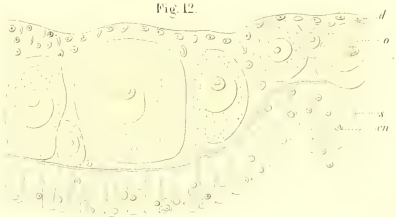

Fig. 13.

Fig. 14

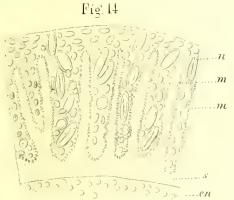

Fig. 15.

Fig. 16.

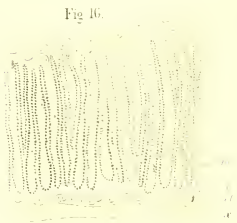

Fig. 17.

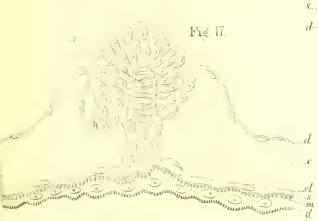

Fig. 18.

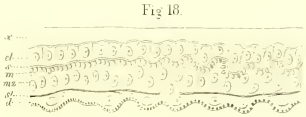

Fig. 19.

Fig. 20.

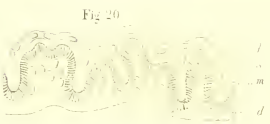

Fig. 1

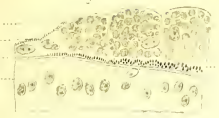

Fig. 2

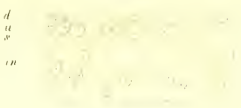

Fig. 3.

Fig. 5.

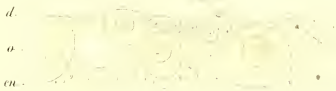

Fig. 6

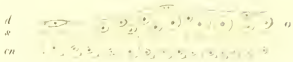

Fig. 7.

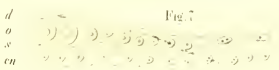

Fig. 8.

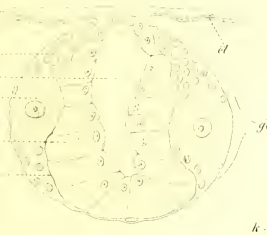

Fig. 9.

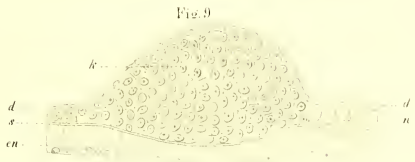

Fig. 10.

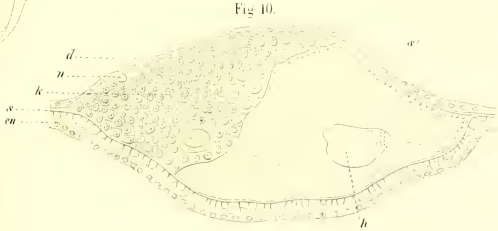

Fig. 11.

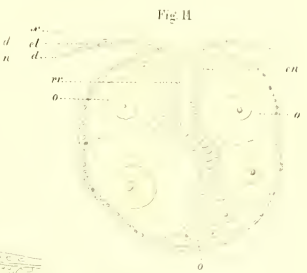

Fig. 12.

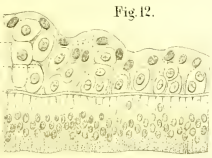

Fig. 13.

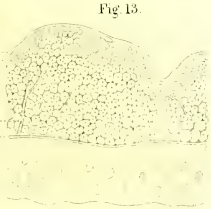

Fig. 14.

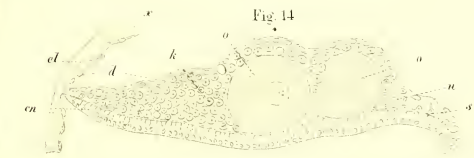

Fig. 15.

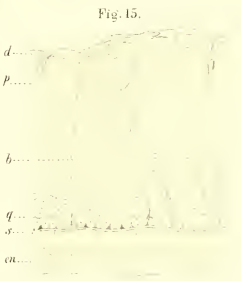

Fig. 16.

Fig. 17.

Fig. 18.

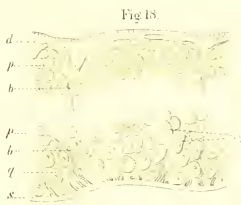

Fig. 19.

Fig. 20.

Fig. 21.

Fig. 22.

Fig. 1.

Fig. 2

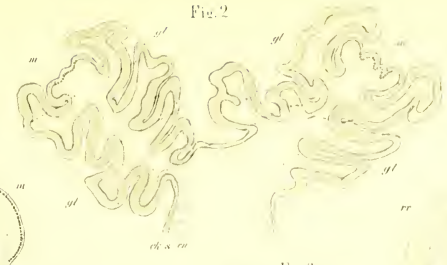

Fig. 3

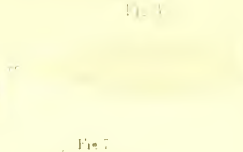

Fig. 4.

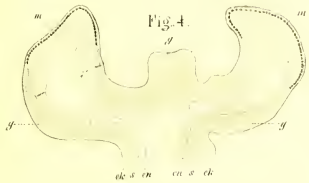

Fig. 5.

Fig. 6

Fig. 7

Fig. 8.

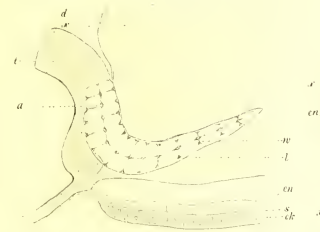

Fig. 9.

Fig. 10.

Fig. 11.

Fig. 12

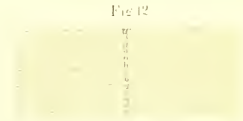

Fig. 13.

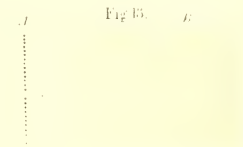

Fig. 14

Fig. 15.

Fig. 16.

Fig. 17

Fig. 18

Fig. 19.

Fig. 20.

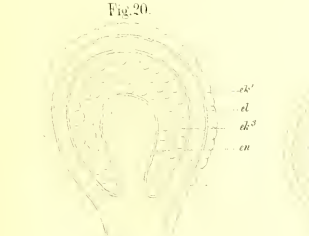

Fig. 21.

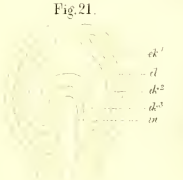

Fig. 22.

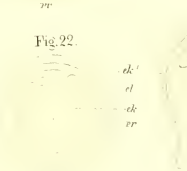

Fig. 23.

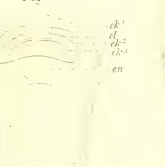

Fig. 24

Verlag v. Gustav Fischer, Jena.